# Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Darm-Symbionten von Termiten und über die regulatorischen Mechanismen bei der Symbiose

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Rolf Mannesmann
aus Darmstadt

1969

1. Referent Prof. Dr. G. Becker
2. Referent Prof. Dr. F. Peus
3. Referent Prof. Dr. H. Kemper
Tag der mündlichen Prüfung: 2. Juni 1969
Tag der Promotion: 27. Oktober 1969

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

D 188
Veröffentlicht in:
Zeitschrift für angewandte Zoologie, Heft 4/1969 und Heft 1/1970
Verlag: Duncker & Humblot, Berlin 41

(Aus der Bundesanstalt für Materialprüfung, Berlin-Dahlem,
Fachgruppe „Biologische Materialprüfung",
und dem Institut für Angewandte Zoologie
der Freien Universität Berlin*)

# Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Darm-Symbionten von Termiten und über die regulatorischen Mechanismen bei der Symbiose

Von Rolf Mannesmann

(Mit 54 Abbildungen)

## Inhalt

1. Teil

1. Einleitung und Aufgabenstellung

2. Bekanntes über die Symbiose zwischen Termiten und Mikroorganismen
2.1. Erforschungsgeschichte — 2.2. Der Biotop der Symbionten — 2.3. Bedeutung der Mikroorganismen für die Termiten, 2.3.1. Flagellaten, 2.3.2. Bakterien und Spirochaeten, 2.3.3. Pilze, 2.3.4. Haltung von niederen Termiten ohne ihre Symbionten — 2.4. Wert der Darmfauna für die Systematik der Termiten — 2.5. Einfluß der Umwelt der Termiten auf ihre Symbionten

3. Untersuchte Termiten-Arten und ihre Darmfaunen
3.1. Termiten-Arten und Gesichtspunkte ihrer Auswahl — 3.2. Flagellaten der untersuchten Termiten-Arten

4. Ergebnisse vorbereitender Untersuchungen über Ausschaltung und Kultur von Symbionten
4.1. Defaunierung durch Temperaturerhöhung — 4.2. Wirkung von Nahrungsentzug und Mangeldiät auf die Symbionten — 4.3. Versuche zur Kultivierung celluloseabbauender Bakterien der Termiten-Gärkammer

---

* Die Untersuchungen wurden in der Abteilung „Sondergebiete der Materialprüfung" der Bundesanstalt für Materialprüfung Berlin-Dahlem durchgeführt. Dem Leitenden Direktor, Herrn Prof. Dr. phil. habil. Günther Becker, der mir das Thema vorschlug, einen Arbeitsplatz und das Termitenmaterial zur Verfügung stellte und mich bei der Durchführung der Arbeit in wertvoller Weise beriet und großzügig unterstützte, möchte ich meinen herzlichsten Dank aussprechen. Ebenso bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. Fritz Peus, dem Direktor des Institutes für Angewandte Zoologie an der Freien Universität Berlin, für seine Anregungen und seine großzügigen Hilfen in jeglicher Hinsicht. Nicht zuletzt gilt mein Dank auch der Dr. Jost Henkel-Stiftung für die Gewährung einer finanziellen Unterstützung zur Durchführung der vorliegenden Arbeit.

2. Teil**

5. Untersuchungen über die Temperaturverträglichkeit der symbiontischen Flagellaten

5.1. Allgemeines — 5.2. Methodik der Versuchsausführung — 5.3. Kalotermes flavicollis (Fabr.) — 5.4. Zootermopsis angusticollis (Hagen) — 5.5. Heterotermes indicola (Wasmann) — 5.6. Coptotermes amanii (Sjöstedt) und C. niger Snyder — 5.7. Reticulitermes-Arten, 5.7.1. Reticulitermes santonensis Feytaud, 5.7.2. Reticulitermes lucifugus (Rossi), 5.7.3. Reticulitermes flavipes (Kollar), 5.7.4. Reticulitermes hesperus Banks und R. tibialis Banks, 5.7.5. Reticulitermes speratus (Kolbe) var. speratus Morimoto — 5.8. Temperaturabhängigkeit von Flagellaten-Kulturen

6. Abschließende Betrachtung

7. Zusammenfassung

8. Literaturverzeichnis

## 1. Teil

### 1. Einleitung und Aufgabenstellung

Schon seit langem ist die Symbiose zwischen holzfressenden Termiten der Familien Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Rhinotermitidae und celluloseabbauenden Mikroorganismen, die in dem zu einer sog. Gärkammer erweiterten Hinterdarm vor allem der Arbeiter-Kaste leben, Gegenstand zahlreicher taxonomischer und physiologischer Untersuchungen. Meist gilt dabei das Hauptinteresse ausschließlich den Flagellaten (Ordnungen Oxymonadida, Trichomonadida, Hypermastigida), die mit ihrem auffallenden Arten- und Formenreichtum fast immer den Hauptteil einer Gärkammerfauna neben vielen Bakterien und Spirochaeten stellen. Trotz vieler Untersuchungen über diese Symbiose bestehen noch sehr viele Unklarheiten, selbst in grundlegenden Fragekomplexen, wie z. B. der Bedeutung der mit den Flagellaten und Spirochaeten vergesellschafteten Bakterien.

Schon aus den Experimenten L. R. Clevelands (1923—1928) und W. Tragers (1934 a, b) ging hervor, daß dieses symbiontische Bündnis außerordentlich eng ist. Nur die Gemeinschaft beider Partner der Termiten-Flagellaten-Symbiose ist wegen der starken Verknüpfung der Stoffwechsel lebenserhaltend. Dies konnte vor allem R. E. Hungate mit seinen Untersuchungen über den Cellulose-Abbau und den Stickstoffhaushalt in den Jahren 1936—1946 bestätigen. Es erscheint daher wissenswert, wie eng die Grenzen der Verträglichkeit dieser Lebensgemeinschaft gegenüber Einflüssen sind, denen Termiten in der Natur ausgesetzt sein können.

---

** Der 2. Teil erscheint im nächsten Heft dieser Zeitschrift.

Termiten gelten als stenotherme und stenohygre Insekten allgemein als wärme- und feuchtigkeitsliebend. Nur verhältnismäßig wenige Arten sind in gemäßigten Klimaten verbreitet (A. E. Emerson, 1936). Bei mehreren Termitenarten hat G. Becker (1967) die Optimaltemperaturen für die Fraßaktivität ermittelt. Versuche über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit wurden u. a. von E. Ernst (1956, 1957), der Bodenfeuchtigkeit von G. Becker (1965 d) durchgeführt. Es gibt eine Reihe von Beispielen (u. a. M. Lüscher, 1955, 1961), die zeigen, daß vor allem die „höheren" Termiten (Familie Termitidae) befähigt sind, das Klima ihrer oft riesigen Nester gut zu regulieren. Eine solche Möglichkeit zur Regulation ist zwar auch bei den in der Erde lebenden Termiten zu beobachten, sie erreicht aber nicht den Umfang wie bei den großen Staaten der „höheren", nestbauenden Arten. Gerade die in gemäßigten Zonen verbreiteten Arten leben meist in der Erde und in totem Holzmaterial. Sie sind also jahreszeitlich bedingten Temperaturschwankungen ausgesetzt, und diese können, wie die vorliegenden Untersuchungen ergaben, einen bemerkenswerten Einfluß auf ihr symbiontisches Bündnis mit den Mikroorganismen ausüben.

Für die Untersuchung solcher Einflüsse, über die erst sehr wenig bekannt ist, kann die zahlenmäßige Erfassung von Individuen der Flagellaten des Darms als Maßstab dienen. Hierfür mußte jedoch zunächst erst eine geeignete Arbeits- und Zählmethode gefunden werden.

Schon beim Betrachten des mikroskopischen Bildes mehrerer Gärkammerinhalte von gleich großen, unter gleichen Temperaturbedingungen gehaltenen Arbeitern einer Termitenart fällt eine relativ konstante Mengenverteilung von Individuen der einzelnen Flagellaten-Arten auf. Sie ändert sich, wenn man die Termiten längere Zeit anderen Temperaturen aussetzt. Die Verfolgung solcher Temperatureinflüsse, wie es in der vorliegenden Arbeit geschehen ist, gibt — in Beziehung zu den klimatischen Bedürfnissen der Wirtstiere gesetzt — wertvolle Aufschlüsse über die Temperaturverträglichkeit der einzelnen symbiontischen Systeme. Dabei wurde ein Temperaturbereich im Dauerversuch untersucht, den die Termiten ohne Beeinträchtigung längere Zeit vertragen können.

Der untersuchte Temperaturbereich mußte zunächst in vorausgehenden Versuchen abgegrenzt werden. Weiterhin erforderte die genaue Beurteilung der Ergebnisse aus den Temperaturversuchen eine Untersuchung von verschiedenen störenden Einflüssen, die von außen auf das symbiontische System einwirken können. Daneben wurde die Frage nach der cellulolytischen Fähigkeit der Darmbakterien in einigen Kulturversuchen erneut aufgegriffen. Die Ergebnisse sollten einmal die ernährungsphysiologische Bedeutung der in den Temperaturexperimen-

ten vornehmlich untersuchten Flagellaten für den Wirt herausstellen helfen, zum anderen aber auch einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der Rolle liefern, die diese Bakterien in der Symbiose spielen.

Da unterschiedliche Ergebnisse bei Temperaturversuchen mit Termiten aus verschiedenen geographischen Verbreitungsgebieten zu erwarten waren, wurden mehrere Arten vergleichend untersucht. Soweit es möglich war, sollte die Temperaturverträglichkeit der Darm-Protozoen auch durch in-vitro-Versuche nachgeprüft werden.

## 2. Bekanntes über die Symbiose zwischen Termiten und Mikroorganismen

### 2.1. Erforschungsgeschichte

Die Entdeckung von Protozoen, die im Hinterdarm von vor allem „niederen" Termiten leben, liegt über einhundert Jahre zurück. Schon 1856 beschrieb der Franzose C. Lespès „Infusorien", die er in der europäischen Termite *Leucotermes (= Reticulitermes) lucifugus* fand. Aber erst nach mehr als 20 Jahren veröffentlichte I. Leidy (1877, 1881) nähere Angaben über diese Protozoen, ohne jedoch ihre genaue systematische Einordnung zu erkennen. So unterschied er in der in Nordamerika verbreiteten *„Termes"* (= *Reticulitermes*) *flavipes* die drei Gattungen *Trichonympha, Pyrsonympha* und *Dinenympha,* ordnete sie jedoch zwischen Gregarinen und Ciliaten ein, F. Stein (1878) erkannte die bizarr geformten Protozoen in den Termiten als Flagellaten. Sie wurden in den folgenden Jahren vielfach untersucht. Neben den Arbeiten von A. Seip (1881), S. Kent (1885), F. Senn (1900) und C. Janicki (1910, 1915) sei hier vor allem auf die umfassenden Untersuchungen von B. Grassi und seinen Mitarbeitern hingewiesen. So beschrieben u. a. B. Grassi und A. Sandias (1893), A. Foà und B. Grassi (1904), B. Grassi und A. Foà (1911) und dann vor allem B. Grassi (1917) in einer größeren Arbeit eine Vielzahl neuer Flagellaten, ohne sich jedoch über die Bedeutung dieser Termitengäste richtig im klaren zu sein. Noch 1919 nahmen Ch. A. Kofoid und O. Swezy an, daß die Termiten-Flagellaten Kommensalen seien, obwohl aufgrund verschiedener Glycogennachweisreaktionen mit diesen Flagellaten L. Buscalioni und S. Comes schon 1910 glaubten, ihre cellulosespaltende Fähigkeit und damit den symbiontischen Charakter nachgewiesen zu haben. Auch A. D. Imms, der 1919 eine Liste aller bis dahin bekannten Flagellaten-Arten aufstellte, die man in Termiten gefunden hatte, wies darauf hin, daß das von den Termiten gefressene Holz nicht ohne die in ihnen lebenden Protozoen verdaut werden könne und bezeichnete diese als echte Symbionten.

In einer ausführlichen Arbeit beschrieb der Japaner M. Koidzumi (1921) eine Reihe neuer Flagellaten aus in Ostasien verbreiteten Termiten (vor allem *Reticulitermes speratus* Kolbe und *Coptotermes formosanus* Shiraki) und verglich diese mit anderen bisher bekannten Flagellaten-Formen, ohne jedoch auf die physiologischen Zusammenhänge dieser Lebensgemeinschaft einzugehen. Es ist vor allem das Verdienst von L. R. Cleveland, W. Trager und R. F. Hungate, hierüber nähere Auskunft gegeben zu haben. In seinen klassischen Arbeiten von 1923 bis 1928 untersuchte L. R. Cleveland die physiologischen Beziehungen zwischen den Protozoen des Hinterdarms der Termiten und ihrem Wirt und bewies den symbiontischen Charakter dieses Zusammenlebens. W. Trager (1932, 1933 a, 1934 b) gelang es, gewisse Termiten-Flagellaten zu kultivieren. R. F. Hungate (1936—1950) versuchte vor allem an *Zootermopsis* Fragen des Cellulose-Abbaus und des Stickstoffhaushaltes zu klären.

Neben diesen physiologischen Untersuchungen steht eine Vielzahl systematischer und morphologischer Arbeiten über die Flagellaten der „niederen" Termiten, von denen hier nur die von V. Dogiel (1922), I. F. de Mello (1920—1954), von O. Duboscq und P.-P. Grassé (1924—1934), P.-P. Grassé und H. Hollande (1945, 1963) und von P.-P. Grassé (vor allem zusammengefaßt in seinem Werk: Traité de Zoologie, 1952) genannt sein sollen.

Ist zwar durch die große Fülle von erschienenen Arbeiten unsere Kenntnis über die Darmsymbionten der „niederen" Termiten sehr umfangreich — zählen doch die Flagellaten der Termiten mit zu den am besten untersuchten Protozoen —, so sind wir über die in geringerer Zahl in „höheren" Termiten (Familie Termitidae) vorkommenden Protozoen erst in jüngster Zeit durch die Arbeiten von P.-P. Grassé und C. Noirot (1959) und R. Gisler (1967) darüber näher unterrichtet. So beschrieb vor allem R. Gisler in einer umfangreichen Arbeit neben einer großen Zahl von Flagellaten viele z. T. neue Arten von Gregarinen, Amöben und Ciliaten, die in Termiten von der Elfenbeinküste vorkommen.

Weiterhin sei erwähnt, daß auch die im Hinterdarm niederer Termiten lebenden Bakterien, Spirochaeten, Pilze und Protozoen anderer Klassen (Rhizopoda, Sporozoa, Ciliophora) schon bald das Interesse vieler Forscher weckte, vor allem im Zusammenhang mit der Frage des Cellulose-Abbaus. (T. D. Beckwith und E. I. Rose, 1929; A. Dickmann, 1931; R. E. Hungate, 1936, 1950; V. Pierantoni, 1936, 1951; A. Koch, 1938; E. Baldacci und O. Verona, 1940; S. Ergene, 1944; I. Pochon 1949).

Über die genaue systematische Stellung der verschiedenen Gruppen der Termiten-Flagellaten innerhalb der Mastigophora herrscht auch

heute noch keine völlige Übereinstimmung. So werden die häufig nur kommensalisch lebenden kleineren Arten mit zwei oder vier Geißeln vor allem in die Ordnungen Oxymonadida Grassé und Trichomonadida Kirby eingeordnet (B. M. Honigberg, 1967). Die Einordnung der oft überaus kompliziert gebauten größeren Arten jedoch bereitet manche Schwierigkeiten, da viele dieser Flagellaten, vor allem die der Ordnung Hypermastigida Grassi und Foà, durch ihre oft große Zahl von Geißeln, die sie an Ciliaten erinnern lassen, durch ihre oft erhebliche Größe (400 $\mu$ und mehr) und ihre hochorganisierte Struktur von den gewohnten Flagellaten-Typen abweichen. Dies weist auf eine eigenständige, phylogenetische Entwicklung der Flagellaten in den Termiten hin (K. J. Kirby, 1949; H. Weidner, 1965).

F. Doflein und E. Reichenow (1952) faßten die in Termiten lebenden Flagellaten in der Ordnung Polymastigina zusammen, weil sie alle durch das Vorkommen von Parabasalapparaten, durch Axostyle, durch den sog. Grassischen Kernteilungstypus (Paradesmose) und durch das Vorhandensein von zwei bis mehreren tausend Geißeln vereint werden. Heute werden sie von B. M. Honigberg (1961, 1964, 1967, siehe auch P.-P. Grassé, 1952 a) in die Ordnungen Oxymonadida Grassé (typische Formen z. B.: *Dinenympha, Pyrsonympha),* Trichomonadida Kirby (typische Formen z. B.: *Calonympha, Trichomonas, Monocercomonas*) und Hypermastigida Grassi und Foà (typische Formen z. B.: *Lophomonas, Trichonympha, Holomastigotes*) gestellt.

### 2.2. Der Biotyp der Symbionten

Zum Verständnis der großen Bedeutung, die den symbiontischen Mikroorganismen der niederen Termiten zukommt, erscheint es notwendig, kurz auf ihren Lebensraum im Wirtsorganismus einzugehen. N. Holmgren gab schon 1909 und 1911 in seinen „Termitenstudien" eine genaue Beschreibung des Digestionstraktes von *Archotermopsis.* Eine sehr ausführliche Arbeit über die Anatomie von *Zootermopsis* schrieb H. J. Child (1934).

Bei den holzfressenden Termiten und hier vor allem bei den Arbeiterkasten und Pseudergaten ist der Darmtrakt in seinem hinteren Teil stark aufgetrieben. Er beginnt mit einem einfachen Ösophagus, dem ein mehr oder weniger stark ausgeprägter Kropf und ein Proventriculus (Kaumagen) mit inneren, plattenartigen, wulstigen oder leistenförmigen Verhärtungen zum Zerkleinern der Holznahrung folgt. Daran schließt sich ein dünner Mitteldarm an. Der Hinterdarm ist zu einer oft sehr geräumigen Gärkammer ausgeweitet. An der Übergangsstelle zwischen diesen beiden Darmstücken münden die Malphigischen Gefäße ein. Die Gärkammer, an die sich der Enddarm mit der Rektalblase an-

schließt, bietet Tausenden von Protozoen, Bakterien und Spirochaeten Lebensraum. Sie füllt bei den Tieren der Arbeiterkaste fast das gesamte Abdomen aus und ist oft leicht durch deren dünne Chitinhaut hindurch an ihrer meist dunkleren Farbe (vor allem bei Erde, Humus oder dunkles Holz fressenden Termiten) von außen zu erkennen. Wie abhängig die Größe dieser Gärkammern von den in ihnen lebenden Mikroorganismen ist, zeigen zwei Beispiele.

a) Bei den Kasten und Stadien, die nicht direkt an der Holznahrung und Cellulose-Verdauung beteiligt sind, sondern von den Arbeitern gefüttert werden, wie z. B. die Soldaten und die reproduktiven Stadien, ist der Hinterdarm entweder nur schlauchartig und nicht viel dicker als der Mitteldarm, oder er ist nur geringfügig erweitert (z. B. bei den Soldaten, die auch mit Hilfe von Protozoen Cellulose abbauen können). Abb. 1 zeigt schematisch an einem Pseudergaten und einem Soldaten von *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) diesen Unterschied.

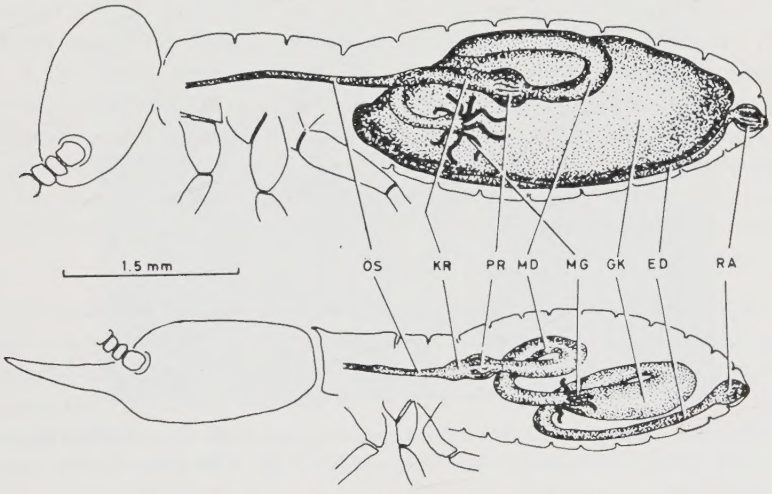



Abb. 1. Verdauungstrakt von *Kalotermes flavicollis* — schematisch. Enddarm ED, Gärkammer GK, Kropf KR, Mitteldarm MD, Malphigische Gefäße MG, Ösophagus ÖS, Proventrikel PR, Rektalampulle RA.

b) Läßt man Arbeiter einer Termiten-Art hungern oder entzieht man ihnen die Darmsymbionten und läßt sie auf einem cellulosefreien Nährboden leben, so wird die Gärkammer immer dünner bis zu einem einfachen Schlauch, ähnlich dem Hinterdarm der nicht celluloseabbauenden Kasten.

Entsprechend der Größe der Gärkammer ist auch ihr Gewichtsanteil verglichen mit dem durchschnittlichen Gesamtgewicht einer Termite relativ hoch. Nach L. J. Katzin und H. Kirby (1939) kann die Gärkammer mit ihrem Inhalt etwa $^1/_3$ des Gesamtgewichtes der Termite ausmachen. Eigene Messungen (s. Kap. 5) ergaben z. B. für *Reticulitermes flavipes* (Kollar) ein ungefähres Verhältnis von Termitengewicht zu Gärkammergewicht von 3,2 : 1 bis 3,4 : 1. Wie Wägungen ergaben, macht dabei die eigentliche Gärkammerhülle nur einen verschwindend geringen Teil des Gesamtgewichtes der Gärkammer aus.

Die Gärkammer der holzfressenden Termiten bietet den Mikroorganismen einen hoch spezialisierten Biotop, dem diese eng angepaßt sind. M. Randall und T. C. Doody (1934) machten Angaben über die pH-Werte in den einzelnen Darmteilen von *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). Durch Verfüttern von Indikatorpapier verschiedener pH-Bereiche und anschließenden mikroskopischen Untersuchungen des Darmtraktes fanden sie, daß der Hinterdarm etwa neutral (pH 6,8) ist und zum Rektum hin immer alkalischer wird. Dagegen hat der Übergang von Mittel- zu Hinterdarm einen pH von 3,0 und weniger, während der Mitteldarm selbst schwach sauer bis fast neutral (pH 5,0—6,8) ist (Kropf ca. pH 5,2; Ösophagus pH 6,8). Ähnliche Werte für *Zootermopsis* gibt auch V. H. Dropkin (1944) an (Ösophagus pH 6,8; Kropf pH 5,2; Mitteldarm pH 5,0 bis 6,8; Übergang von Mittel- zu Hinterdarm pH 3,0; Hinterdarm alkalisch; Rektum neutral). R. E. Hungate (1939), der ebenfalls bei *Zootermopsis* an der Grenze zwischen Mitteldarm und Gärkammer einen pH von 3,0 fand, wies nach, daß dieser saure Bereich durch die Bildung von Essigsäure entsteht.

Eigene pH-Messungen an Gärkammern von Arbeitern mit einer Chinhydronelektrode (Gegenkapillare mit gesättigter KCl-Lösung; frisch herauspräparierte Gärkammern unter Paraffinöl gemessen) ergaben umgerechnete pH-Mittelwerte für *Heterotermes indicola* (Wasmann): pH 7,66, für *Kalotermes flavicollis* (Fabr.): pH 7,69, für *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) (Kolonie aus Frankavilla); pH 7,54 und für *R. santonensis* (Feytaud): pH 7,70.

Die Verteilung der verschiedenen Flagellaten-Arten im Lumen der Gärkammer braucht nicht immer gleichmäßig zu sein. Während z. B. die in *Heterotermes*- und *Coptotermes*-Arten verbreiteten Hypermastiginen mit Hilfe ihrer großen Zahl von Geißeln frei in der Gärkammerflüssigkeit umherschwimmen, beschreibt V. H. Dropkin (1944) im Darm von *Neotermes simplicicornis* (Banks) bestimmte ökologische Nischen, in denen die Flagellaten leben. So fand er u. a., daß der Flagellat *Oxymonas dimorpha* in zwei morphologisch verschiedenen, von der Häutung des Wirtes abhängigen Stadien vorkomme, wovon das eine Stadium an

der Darmwand festsitzend und meist am Vorderende der Gärkammer gefunden werden könne. Weitere Angaben über die Verteilung der Protozoen in der Gärkammer finden sich auch bei P.-P. Grassé (1952 a).

Eine deutlich örtlich differenzierte Verteilung der Protozoen-Fauna kommt bei verschiedenen *Reticulitermes*-Arten vor. Außer den in ihnen freilebenden Hypermastiginen besetzen verschiedene zu den Oxymonadida gehörenden *Dinenympha-* und *Pyrsonympha*-Arten die Wand der Gärkammer mit Hilfe von drüsenartigen Anheftungsapparaten.

Abb. 2 und 3 [1] zeigen Teile der Gärkammerwand von *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) und *Zootermopsis angusticollis* (Hagen). Darmzotten vergleichbar, ist bei der *Reticulitermes*-Art die Wand eng mit *Pyrsonympha flagellata,* bei der *Zootermopsis*-Art mit *Streblomastix strix* besetzt.

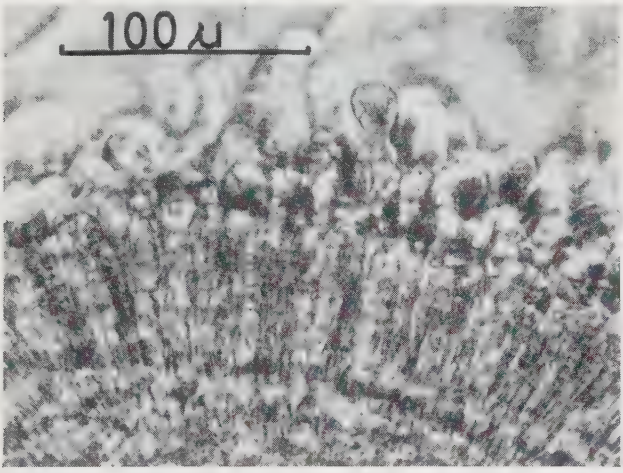



Abb. 2. Gärkammerwand von *Reticulitermes lucifugus* besetzt mit Individuen von *Pyrsonympha flagellata* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Die Wand der Gärkammer kann sich dem jeweiligen Platzbedarf ihres Inhaltes, der, wie noch gezeigt wird, stark schwanken kann, durch eine hohe Flexibilität anpassen. Diese wird durch drei Muskelschichten, eine äußere Längs-, eine mittlere Ring- und eine innere Längsmuskellage (H. J. Child, 1934) gewährleistet. Die Schichten formen ein korbähnliches Gebilde, das je nach der Fluktuation der Protozoenmasse in einer Region zusammengezogen und in einer anderen erweitert sein kann.

[1] Für die sorgfältige Bearbeitung des photographischen Materials möchte ich mich bei Frau H. Heilers herzlich bedanken.

Abb. 3. Gärkammerwand von *Zootermopsis angusticollis* besetzt mit Individuen von *Streblomastix strix* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Diesen Formveränderungen paßt sich die innere dünne Epithelschicht und die chitinige Intima passiv an, indem sie sich bei einer Muskelkontraktion auffaltet und sich bei einer starken Volumensvergrößerung der Gärkammer auseinanderzieht.

H. J. Child (1934) wies darauf hin, daß die Wand der Gärkammer fähig sein müsse, Nahrungsstoffe zu resorbieren. Einmal mache sie den größten Teil der gesamten Darmoberfläche aus und werde außen von Hämolymphe umgeben, die die Nahrungsstoffe zu allen Organen des Insektes transportiere, zum anderen sei das von den Termiten gefressene Material, wenn es den Mitteldarm passiert habe, zum größten Prozentsatz nicht ausgenützt. R. E. Hungate (1939, 1943) hat tatsächlich nachgewiesen, daß die Wand der Gärkammer für die von den Protozoen gebildete Essigsäure durchlässig ist. Ch. Noirot und C. Noirot-Timothée (1967) haben in der Gärkammer von *Cephalotermes rectangularis* Sjöstedt (Termitidae) in einer elektronenoptischen Untersuchung viele Mikrotubuli und Tracheoblasten gefunden, die die Stoffe aus dem Cellulose-Abbau resorbieren sollen.

### 2.3. Bedeutung der Mikroorganismen für die Termiten

Die Beziehung der in niederen Termiten lebenden Mikroorganismen zu ihrem Wirt stellt ein überaus vielseitiges Problem dar. Wenngleich auch der symbiontische Charakter der Lebensgemeinschaft allgemein anerkannt wird und viele Beweise dafür vorliegen, so bestehen doch noch Unklarheiten über spezielle Fragen dieser Symbiose, wie z. B. über die Leistungen der einzelnen Glieder der Darmfauna. Die Tatsache, daß in der Gärkammer nebeneinander mehrere Arten von Protozoen, Bakterien, Spirochaeten und Pilze leben, ja daß auch in den Protozoen selbst Bakterien vorkommen können, kompliziert diese Fragestellung. Nur in wenigen Fällen gelang es bisher, eine Trennung der einzelnen Gruppen vorzunehmen und sie außerhalb des Wirtsorganismus auf ihre Leistungen zu untersuchen (F. D. Beckwith und F. J. Rose, 1929; J. Gutierrez, 1956; W. Trager, 1934 a, b; U. Arndt, 1967, 1968). Diese Tatsache beweist die Enge und die hohe Spezifität des Bündnisses Termiten—Mikroorganismen.

#### 2.3.1. Flagellaten

Durch die überaus große Anzahl von Flagellaten, die in einer Gärkammer lebt (bei *Zootermopsis angusticollis* z. B. sind nach eigenen Untersuchungen bis zu 600 000 Individuen verschiedener Arten in einer einzigen Gärkammer gezählt worden!), wird die Annahme bestärkt, daß diese Protozoen an der Verdauung des von den Termiten gefressenen Holzes beteiligt sein müssen. Sie wird durch mikroskopische Untersuchungen der Einzeller unterstützt. In den meisten größeren Arten sind weite Teile des Plasmas so stark mit Holzpartikeln gefüllt, daß das Tier eine völlig ungewöhnliche Form annehmen kann, was z. B. H. Schmidt (1956) genauer beschreibt.

Über die Art der Holzaufnahme durch die Flagellaten herrscht noch nicht in allen Fällen Klarheit. Da sich die großen Termiten-Flagellaten nur für relativ kurze Zeit in künstlichen Nährmedien unter optimalen Bedingungen halten lassen, kann der Gesamtvorgang der Nahrungsaufnahme nur selten beobachtet werden. O. Swezy (1923) beschrieb bei Trichonymphiden die Ausbildung von Pseudopodien, die die Nahrung umfließen und dem Plasma einverleiben. Die gleiche Art der Aufnahme von Holzteilchen wird von H. Schmidt (1950 c) bei *Joenia annectens* vermutet. Dagegen erwähnen L. R. Cleveland (1925 b) und P.-P. Grassé (1952 a) bei Trichonymphiden eine Invagination des Plasmas am Hinterende des Zelleibes. Für kurze Zeit wird eine Art Cytostom gebildet, durch das die Nahrung aufgenommen wird. Diese „Pseudocystom"-Bildung konnte durch eigene Beobachtungen bei *Pseudotrichonympha*

spec. (aus *Heterotermes indicola*) bestätigt werden. In dem handschuhfingerartig nach innen gestülpten „Pseudocytostom" werden viele Holzteilchen durch Geißelschlag umhergestrudelt und ins Plasma aufgenommen (Abb. 4).

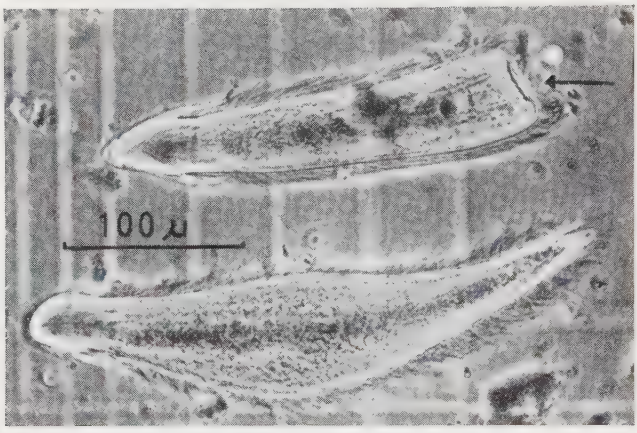



Abb. 4. *Pseudotrichonympha* spec. aus *Heterotermes indicola*. Ein Individuum bei Nahrungsaufnahme (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Der Aufnahme fester Nahrungspartikel steht bei vielen kleinen Arten die Aufnahme gelöster Stoffe durch die gesamte Plasmaoberfläche gegenüber.

Seit den Untersuchungen von vor allem L. R. Cleveland (1923—1928) wissen wir, daß außer einigen meist kleineren, kommensalisch lebenden Arten die weitaus überwiegende Zahl der Flagellaten in den niederen Termiten an dem Cellulose-Abbau beteiligt sind. 1932 wies W. Trager sowohl bei Flagellaten aus Termiten, als auch der holzfressenden Schabe *Cryptocercus punctulatus* eine Cellulase und eine Cellobiase nach. Später fanden viele Forscher im Hinterdarm verschiedener Termiten-Arten ebenfalls cellulosespaltende Enzyme (G. M. Ghidini, 1940, 1941; R. E. Hungate, 1936, 1946; J. N. Misra und V. Ranganathan, 1954; M. V. Tracey und G. Youatt, 1958; A. Lavette, 1964; Y. Yokoe, 1964). W. Tragers in-vitro-Untersuchungen (1934 a, b) stützen R. E. Hungates (1936) Annahme, daß die Cellulosespaltung vornehmlich die Aufgabe der Flagellaten sei. R. E. Hungate wies nach, daß in der Gärkammer neben Essigsäure (s. dazu auch B. Brown und R. Smith, 1954), $CO_2$, $H_2$, geringe Mengen von Ameisen- und Propionsäure und andere organische Verbindungen gebildet werden. Er stellte die folgende Hypothese auf (1933 a, b; siehe auch S. F. Cook, 1932):

Die Termiten fressen das Holz, zerkleinern es mit Hilfe ihres Kaumagens und transportieren es in den Hinterdarm. Dort nehmen die Flagellaten die kleinen Teilchen auf und bauen anaerob die Cellulose und die Hemicellulosen ab, wobei sie die dabei gewonnene Energie ausnutzen. Die entstehenden Stoffwechselprodukte sind für die Protozoen schädlich (R. E. Hungate, 1938 a). Der Wirtsorganismus nimmt diese Produkte — vor allem die Essigsäure — auf, nützt sie für seinen eigenen Bedarf aus und oxidiert sie zu $CO_2$ und Wasser.

Die beim Abbau der Cellulose entstehende Glucose gelangt nur zu einem geringen Teil in die Gärkammerflüssigkeit. Nach H. Schmidt und H. H. Dietrichs (in G. Schultze-Dewitz, 1964) beträgt der freie Glucosegehalt der Gärkammerflüssigkeit 1 %—2 %. Zum größten Teil wird sie also dem Stoffwechsel der Flagellaten zugeführt (R. E. Hungate, 1939, 1950 a; H. Schmidt, 1960 a) und nicht, wie oft vermutet wird, dem Wirtsorganismus zur Verfügung gestellt. Sie wird hauptsächlich zu Glycogen umgewandelt, das vor allem in der Kernregion der Flagellaten nachweisbar ist (L. R. Cleveland, 1923; M. Yamasaki, 1937).

Auch das mit dem Holz aufgenommene Lignin wird z. T. im Termitendarm abgebaut. So konnte A. Lavette (1964) feststellen, daß *Trichonympha agilis* und *Dinenympha gracilis* aus *R. lucifugus* Lignin angreifen, wenn auch nicht in dem starken Maße wie die Cellulose. Nähere Angaben über die Ligninausnutzung finden sich bei G. Becker u. K. Seifert (1962) und K. Seifert u. G. Becker (1965). Schließlich sei darauf hingewiesen, daß natürlich auch der Eiweißgehalt des Holzes für die Termiten und deren Symbionten sehr wichtig ist.

### 2.3.2. Bakterien und Spirochaeten

Wenngleich auch die Hypothese vom Abbau der Cellulose nach Hungate heute für die wahrscheinlich richtigste gilt (B. Hurpin, 1966), so ist dieses Problem noch nicht restlos geklärt. Während gezeigt werden konnte, daß die Spirochaeten, die in großer Zahl im Hinterdarm der Termiten freilebend oder an einigen Flagellaten-Arten wie Geißeln zu Hunderten angeheftet leben (A. Ch. Hollande, 1922; S. R. Danon, 1926), für die Nahrungsaufbereitung der Termiten keine Rolle spielen und entbehrlich sind (L. R. Cleveland, 1928), so darf die Bedeutung der Bakterien nicht unterschätzt werden.

Gerade die große Menge der mit den Flagellaten und Spirochaeten vergesellschafteten Bakterien legt den Schluß nahe, daß auch sie an dem Aufschluß dre Holznahrung beteiligt sein könnten. Untersuchungen in dieser Richtung ergaben jedoch zum Teil widersprüchliche Ergebnisse. Während schon 1929 T. D. Beckwith und F. J. Rose in einigen Fällen eine Cellulosefermentation durch die Gärkammerbakterien beobachteten und auch U. Pierantoni (1936, 1951) auf diese Möglichkeit hinwies,

wurde diese von A. Dickman (1931) und P.-P. Grassé (1952 c) bestritten. J. N. Misra und V. Ranganathan (1954) isolierten aus *Odontotermes obesus* (Rambur) cellulosespaltende Bakterien. Es kann wohl gerade bei höheren Termiten, die nur Bakterien in ihrer Gärkammer beherbergen, angenommen werden, daß diese maßgeblich den Abbau der Cellulose ermöglichen.

### 2.3.3. Pilze

Wie bei den Bakterien muß auch für die Frage, welche Rolle die Pilze für den Stoffwechsel der Termiten spielen, zwischen dem mit der Nahrung eingeschleppten, d. h. mitgefressenen Pilzmaterial und den im Termitendarm mehr oder weniger regelmäßig vorkommenden Arten unterschieden werden. Allgemein sind Pilzorganismen für die Termiten eine wichtige Stickstoff- und wahrscheinlich auch Vitaminquelle (G. Becker, 1948 und J. V. Osmun, 1957). Dies trifft vor allem für die pilzzüchtenden Gattungen höherer Termiten zu, wie *Macrotermes, Microtermes* und *Odontotermes,* die Fungi imperfecti (z. B. *Termitomyces*), Ascomyceten und Basidiomyceten (z. B. *Xylaria*) in sog. Pilzgärten kultivieren (P.-P. Grassé, 1952 c; P.-P. Grassé und C. Noirot, 1958; B. K. Bakshi, 1962).

R. E. Hungate (1936, 1938 a, b, 1939, 1944) vermutete dagegen, daß die Pilze, die man im Hinterdarm niederer Termiten regelmäßig finden kann und an denen er keine ausgeprägten cellulolytischen Fähigkeiten nachweisen konnte, möglicherweise überhaupt nur mit der Nahrung aufgenommen werden. E. O. Hendee (1933, 1934, 1935), die auf die Bedeutung der Pilze, welche mit Termiten in Berührung kommen, zuerst hingewiesen hat, stellte eine Förderung der Gattung *Zootermopsis* durch pilzbefallenes Holz fest. W. Goetsch und R. Grüger (1942) haben niedere Termiten mit Mycelien verschiedener Pilzarten gefüttert und ebenfalls eine fördernde Wirkung auf den Termitenorganismus beobachtet. Mehrfach hat G. Becker (1942, 1948, 1955, 1960, 1965 b) auf die günstige Beeinflussung des Wachstums von Termiten durch pilzbefallenes Holz hingewiesen, die S. K. Skaife (1957) und A. Lund (1959) ebenfalls bestätigen konnten. Eingehende Untersuchungen, einmal über den Einfluß von Schimmelpilzen, zum anderen über den Einfluß von Braunfäulepilzen auf Termiten sind von G. Becker und W. Kerner-Gang (1964) und G. Becker (1965 a) durchgeführt worden.

Wie also die meisten genannten Autoren zeigen konnten, spielen die Pilze auch für den Eiweißbedarf der niederen Termiten eine nicht unerhebliche Rolle. Es sei hier jedoch erwähnt, daß auch die im Termitendarm abgestorbenen Protozoen eine wesentliche Eiweißquelle darzustellen scheinen, worauf schon E. S. Roessler (1932), R. E. Hungate (1940,

1941, 1944), W. Goetsch (1946) und P.-P. Grassé (1949) hingewiesen haben. Möglicherweise können die Protozoen Luftstickstoff assimilieren, da L. Toth (1944, 1949) und L. Clusius und M. Lüscher (1952) bei Untersuchungen an *Kalotermes* eine Bindung des Luftstickstoffs gefunden haben.

### 2.3.4. Haltung von niederen Termiten ohne ihre Symbionten

Das Vorhandensein einer großen Anzahl und Vielfalt von symbiontischen Mikroorganismen im Hinterdarm niederer Termiten hat schon früh zu der Frage geführt, ob sie auch ohne ihre Symbionten leben können und welche Nahrungsstoffe ihnen dann angeboten werden müssen. Methoden der Defaunierung der Gärkammer von Termiten wurden von L. R. Cleveland beschrieben (s. Kap. 4.1.).

Ganz allgemein läßt sich sagen, daß der Verlust der Darmfauna für die Termiten immer eine Schädigung bedeutet, was leicht an defaunierten Termiten zu beobachten ist. Eine Haltung der Termiten auf geeigneten Ersatzmedien ist deshalb immer unter diesem Gesichtspunkt zu betrachten. Seit L. R. Clevelands (1923 a) Untersuchungen weiß man, daß mit dem Verlust der Symbionten den Termiten die Fähigkeit von Holznahrung zu leben nahezu völlig entzogen wird. Obwohl die Termiten weiterhin Holz fressen, sterben sie nach kurzer Zeit ab (L. R. Cleveland, 1928). Eine Verlängerung der Lebensdauer läßt sich durch Verfüttern von frischem Humus oder von Holz, das durch Pilze angegriffen ist, erreichen (L. R. Cleveland, 1924, 1928). Ebenso überleben die defaunierten Termiten länger, wenn sie mit Dextrose und Pepton gefüttert werden.

Schon diese Ergebnisse beweisen, daß die Termiten offensichtlich nicht oder nur zum geringen Maße dazu befähigt sind, selbst Cellulose abzubauen. Zwar konnte z. B. R. V. Krishnamoorthy (1961) an defaunierten Arbeitern von *Heterotermes indicola* (Wasmann) Lipase, Amylase, Invertase, Sucrase, Maltase, Lactase und Proteasen nachweisen, doch gelang es nur in wenigen Fällen, geringe Mengen von Cellulase in defaunierten Termiten zu finden (M. V. Tracey und M. A. Jermyn, 1959; Y. Yokoe, 1964).

Versuche, holzfressende Termiten mit normaler Darmfauna auf cellulosefreien Ersatzmedien zu halten, zeigten demgegenüber, wie eng die Protozoen an die Cellulosenahrung gekettet sind. So gelang es zwar, holzfressende Termiten auf Stärke und Hefe (B. Visintin, 1941, 1947) oder verschiedene Zucker wie Dextrinen, Glucose, Saccharose, Maltose, Fructose, Galactose und Lactose (G. Montalenti, 1932; S. F. Cook, 1943) längere Zeit zu halten, jedoch starben dabei immer die Flagellaten in der Reihenfolge ihrer Bedeutung für den Cellulose-Abbau im Hinter-

darm der Termiten ab. W. Goetsch u. R. Grüger (1942) gelang es, Tiere von *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) und *Reticulitermes lucifugus* Rossi völlig auf Pilznahrung *(Hypomyces, Mucor, Fusarium)* umzustellen, wenn sie ausschließlich diese Nahrung den Versuchstieren in Gipsnestern anboten. Auch in diesem Falle gingen nach ca. 10 Tagen zunächst die großen und dann die kleineren Arten der Darmprotozoen verloren.

### 2.4. Wert der Darmfauna für die Systematik der Termiten

Schon vielfach wurde die Frage gestellt, inwieweit der Artenbestand der Flagellaten für eine Termiten-Art charakteristisch ist.

Beim Vergleich der Gärkammern von Termiten ein und derselben Art aus geographisch weit auseinanderliegenden Herkünften kann man fast immer die nahezu gleiche Zusammensetzung der Darmfauna finden. Unterschiede ergeben sich höchstens durch ein Fehlen oder Vorhandensein einer oder mehrerer, meist kleinerer Flagellaten-Arten. Aber auch innerhalb derselben Termiten-Gattung ist meist eine auffallende Ähnlichkeit der Faunenkombination zu beobachten. Dies fällt z. B. bei der Gattung *Reticulitermes* auf. In fast allen *Reticulitermes*-Arten sind oft dieselben Arten der Flagellaten-Gattungen *Trichonympha, Pyrsonympha, Dinenympha* und *Spirotrichonympha* vertreten. Andererseits besteht z. B. zwischen den aus zwei verschiedenen Unterfamilien stammenden Gattungen *Heterotermes* (Heterotermitinae) und *Coptotermes* (Coptotermitinae) oft eine solch enge Übereinstimmung der Faunen, daß eine systematische Einordnung von Arten aus diesen beiden Gattungen aufgrund der in ihnen vorhandenen Flagellaten nur schwer möglich ist. Dagegen haben die Gattungen *Heterotermes* und *Reticulitermes,* die sich systematisch viel näher stehen, völlig unterschiedliche Flagellaten-Arten. Eine Entscheidung darüber, ob es sich bei einer einem Untersucher noch unbekannten Termite um eine *Heterotermes*- oder eine *Reticulitermes*-Art handelt, ist nicht schwer zu fällen.

Innerhalb eines Termitennestes besteht vor allem unter der Arbeiterkaste ein steter Austausch der Gärkammerinhalte. Da die Tiere z. B. vor jeder Häutung — außer der letzten zur Imago (s. hierzu z. B. E. May, 1941) — ihre Symbionten verlieren, müssen sie diese nach vollendeter Häutung von anderen Nestgenossen wieder erhalten. Dies geschieht auf dem Wege der After-Mund-Übertragung (P.-P. Grassé, 1952 b; u. a.). Dadurch wird erreicht, daß der gesamte Artenbestand der Darmprotozoen, ähnlich der Verteilung eingebrachter Nahrung durch sofortige Trophallaxie (K. Gösswald u. W. Kloft, 1959; J. Alibert, 1963; E. McMahan, 1966), relativ rasch unter die Individuen verteilt werden

kann. Mit Hilfe dieser sog. Refaunierung (L. R. Cleveland, 1926; V. H. Dropkin, 1944) wird gewährleistet, daß der Artenbestand der unerläßlichen Darmfauna für das gesamte Volk immer erhalten bleibt und für alle Nestgenossen charakteristisch ist.

S. F. Light u. M. F. Sanford (1927) und L. R. Cleveland et al. (1934) zeigten, daß es möglich ist, Flagellaten einer Termitenart durch Refaunierung auf eine andere Art zu übertragen. Die Tiere mit der fremden Darmfauna lebten zum Teil über drei Monate. Auch konnten sogar Flagellaten der holzfressenden Schabe *Cryptocercus* auf defaunierte Tiere von *Zootermopsis* und umgekehrt übertragen werden (W. L. Nutting, 1956).

Durch solche künstlich erreichten Transfaunierungen waren Wege aufgezeigt worden, die es denkbar erscheinen lassen, daß sich die Darmfaunen verschiedener Termiten-Arten auch in der Natur unter gegebenen Umständen vermischen können. Gerade bei Arten, die regelmäßig eng nebeneinander vorkommen können, wie z. B. *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) und *Reticulitermes lucifugus* Rossi könnten solche Transfaunierungen zu erwarten sein. Derartige Beobachtungen (soweit mir bekannt ist) sind bisher nicht gemacht worden. So konnte auch V. H. Dropkin (1946) in Mischkolonien von *Kalotermes jouteli* Banks und *Kalotermes schwarzi* Banks keine Transfaunierungen finden. Hierzu sei erwähnt, daß zwischen zwei nahe beieinanderliegenden Nestern verschiedener Termiten-Arten kein direkter Kontakt der Gänge und Galerien besteht. Die Arten bleiben also weitgehend voneinander isoliert, wenngleich sich einzelne Individuen eines Nestes durch Zufall bei der Nahrungssuche auch zuweilen in die Galerie-Eingänge eines fremden Nestes verirren können.

Für die Unterscheidung von Termiten-Gattungen oder -Arten wird der systematische Wert der Faunenzusammensetzung zwar allgemein anerkannt, und ein bestimmter Flagellatenbestand gilt als charakteristisch für eine Termiten-Gattung, wenn nicht sogar -Art (H. Kirby, 1934, 1941; V. H. Dropkin, 1941, 1946; W. V. Harris, 1961); dennoch hat die Zusammensetzung der Darmfauna bei den einzelnen Termiten-Arten eine verschieden große Aussagekraft.

### 2.5. Einfluß der Umwelt der Termiten auf ihre Symbionten

Die weite Verbreitung und die große wirtschaftliche Bedeutung der Termiten als Schädlinge hat zu einer umfassenden Erforschung ihrer Biologie und Ökologie geführt. Es soll an dieser Stelle nur auf die zum Teil umfangreichen Literaturangaben zusammenfassender Arbeiten von Ch. A. Kofoid et al. (1934), P.-P. Grassé (1949), Ch. Noirot (1958) und W. V. Harris (1961) verwiesen werden.

Die für die Verbreitung der Termiten wichtigen ökologischen Faktoren wie Nahrung, Feuchtigkeit, Temperatur und Licht sind indes nur in wenigen Fällen in einem Zusammenhang untersucht worden, der

Auskunft über den Einfluß auf die symbiontischen Mikroorganismen gibt.

Bekanntlich bauen „höhere" Termiten Nester, in denen die Individuen nahezu ihr gesamtes Leben verbringen. Nur zum Ausbau des Nestes, zur Einbringung der Nahrung oder zum Schwarmflug der Imagines verlassen Teile des meist individuenreichen Staates das Nest, das diesen stenothermen und stenohygren Insekten möglichst gleichbleibende klimatische Bedingungen bietet. Wie u. a. R. V. Fyfe u. F. J. Gay (1938), P.-P. Grassé u. Ch. Noirot (1948, 1958 b) und M. Lüscher (1955, 1961) zeigen konnten, sind die Termiten fähig, das Klima ihres Nestes so gut zu regeln, daß selbst kurzfristige größere Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen durch besondere Regulationsmechanismen aufgefangen werden können. Dies ist vor allem bei den hügelbauenden Termiten-Arten zu beobachten, deren Nester meist eine hochentwickelte architektonische Organisation aufweisen (vgl. z. B. Nester der australischen „Kompaß-Termite" *Hamitermes meridionalis* Froggat). Aber auch niedere Termiten, die ihre Nester im Boden oder in totem Holz haben, vermögen starke äußere Klimaschwankungen durch Abwandern in tiefere Bodenschichten, aktiven Wassertransport (P.-P. Grassé u. Ch. Noirot, 1948) oder durch teilweises Verschließen des nach außen führenden Gangsystems aufzufangen. Hier ist auch daran zu denken, daß es den Termiten möglich ist, Wasser, das bei ihrem Stoffwechsel entsteht, zum Einhalten des Feuchtigkeitsoptimums im Nest bereitzustellen. Durch solche regulatorischen Möglichkeiten ist es erklärbar, daß Termiten, die bekanntlich sehr wärme- und feuchtigkeitsliebend sind, auch in Regionen vorkommen, in denen im Winter Frosttemperaturen oder in denen zeitweise starke Trockenheit herrschen.

Mit Hilfe einer Temperaturorgel hat K. Herter (1953) Vorzugstemperaturen und E. Ernst (1956, 1957), ähnlich mit Hilfe einer Feuchtigkeitsorgel, Vorzugsfeuchtigkeiten einiger Termiten-Arten ermittelt. Die Einflüsse von Feuchtigkeit und Temperatur auf Fraßtätigkeit und Entwicklung verschiedener Termiten-Arten sind u. a. von K. Gösswald (1942), R. Geigy u. E. Ernst (1951) und G. Becker (1942 b, 1965 d, 1967) untersucht worden.

Bekanntlich ist das Leben vieler Termiten-Arten einem von den Jahreszeiten abhängenden Zyklus unterworfen, der sich vor allem in der Entwicklung der Nymphen, im Schwarmflug der Imagines und im Eilege-Rhythmus der Königinnen ausprägt (u. a. Ch. Kofoid, 1934). Ein solcher Zyklus scheint neben anderen Faktoren weitgehend temperatur- und feuchtigkeitsabhängig zu sein (Ch. Noirot, 1960).

Es ist zu erwarten, daß der Einfluß dieser hier nur kurz aufgeführten abiotischen Faktoren auf das Leben der Termiten-Symbionten nicht unbedeutend ist. Gerade die direkt auf die Symbionten einwirkende Temperatur, in der die Termiten leben, ist, wie einleitend erwähnt wurde, neben den sonstigen physiologischen Gegebenheiten ein entscheidender Faktor für ihre Vermehrung und ihr Wachstum.

Wie z. B. E. Heitz (1927) und H. Kiefer (1932) an Anobiiden- und Cerambycidenlarven und A. Huger (1956) an Bostrychiden- und Cucujidenlarven beobachten konnten, bestehen für das Vorkommen der in ihnen lebenden intracellularen Symbionten mehr oder weniger starke Temperaturabhängigkeiten. Die Untersuchungen L. R. Clevelands über die Auswirkungen erhöhter Temperaturen auf die Termitenprotozoen zeigen, wie bedeutungsvoll dahingehende Fragestellungen für die Symbiose der Termiten mit Mikroorganismen sind. Die in den Termitennestern herrschenden Temperaturverhältnisse setzen neben anderen Faktoren den Lebensbedingungen der Symbionten bestimmte Grenzen. Es ist bis heute jedoch nicht geklärt, inwieweit optimale Lebensbedingungen für die Termiten auch gleichzeitig für die in ihnen lebenden Organismen gelten.

## 3. Untersuchte Termiten-Arten und ihre Darmfaunen

### 3.1. Termiten-Arten und Gesichtspunkte ihrer Auswahl

In der Tabelle 1 sind die für die Hauptuntersuchungen verwendeten Termiten-Arten mit ihrer jeweiligen Herkunft zusammengestellt.

Die Auswahl der verwendeten Termiten unter den von G. Becker und Mitarbeitern in der Bundesanstalt für Materialprüfung in Berlin-Dahlem gehaltenen zahlreichen Arten geschah nach mehreren Gesichtspunkten. Zur erschöpfenden Untersuchung der Temperaturabhängigkeit der Symbiose mußten mehrere Faktoren beachtet werden. So wurden einmal Termiten-Arten ausgewählt, die durch gleiche oder ähnliche Faunazusammensetzung vergleichende Betrachtungen erlaubten. Dies ist vor allem bei den *Reticulitermes*-Arten der Fall, aber auch bei den beiden *Coptotermes*-Arten und *Heterotermes indicola*. Zum anderen wurden die einzelnen Arten nach ihrer verschiedenen Temperatur-Toleranz (G. Becker, 1967) ausgesucht. In diesem Zusammenhang wurde die Verbreitung der untersuchten Arten nach ökologischen Gesichtspunkten beachtet. Es erscheint daher notwendig, die einzelnen Arten an dieser Stelle kurz vorzustellen.

*Kalotermes flavicollis* (Fabr.) wurde ausgewählt, weil diese Art als sog. „Trockenholztermite" in ihrem Herkunftsgebiet Südeuropa zum Teil starken Temperaturdifferenzen ausgesetzt sein kann. Sie lebt dort in totem Holz, z. B. in Stubben von Weingärten, in Zaunpfählen und abgestorbenen Baumstümpfen (K. Gösswald, 1955; G. Becker, 1955, 1967), die zeitweise stark der Sonneneinstrahlung unterliegen. Die Art wird in Berlin-Dahlem seit 1941 gehalten. Verwendet wurden Tiere aus Zuchten, die seit 1953 bei einer Temperatur von 26° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von $\approx 90\,\%$ gehalten werden.

Tabelle 1. Angaben über die verwendeten Termiten-Arten

| Familie | Gattung und Art | Herkunft | Jahr | Zuchttemp. |
|---|---|---|---|---|
| Kalotermitidae | *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) | Süd-Italien | 1953 | 26° C |
| Termopsidae | *Zootermopsis angusticollis* (Hagen) | Kalifornien USA | 1962 | 24° C |
| Rhinotermitidae | *Heterotermes indicola* (Wasmann) | U. P. Indien | 1957 | 26° C + 30° C |
| | *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) | Italien | 1961 | 26° C |
| | *R. lucifugus* var. *santonensis* (Feytaud) | Frankreich | 1958 | 26° C |
| | *R. flavipes* (Kollar) | South Carolina USA | 1961 | 26° C |
| | *R. hesperus* Banks | British Columb. Kanada | 1957 | 26° C |
| | *R. tibialis* Banks | Texas USA | 1959 | 26° C |
| | *R. speratus* var. *speratus* (Morimoto) | Japan | 1967 | 26° C |
| | *Coptotermes amanii* (Sjöstedt) | Kenia | 1962 | 30° C |
| | *C. niger* Snyder | Brit. Hond. | 1964 | 30° C |
| Termitidae | *Nasutitermes nigriceps* (Haldemann) | Guatemala | 1967 | 30° C |
| | *N. peruanus* (Holmgren) | Peru | 1967 | 28° C |

*Zootermopsis angusticollis* (Hagen) ist im Westen Nordamerikas verbreitet und kommt dort in feuchtem Holz vor. Dies trug ihr den Namen „Feuchtholztermite" ein. Sie wurde einmal deshalb verwendet, weil sie im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten relativ niedrige Temperaturen bevorzugt (G. Becker, 1967), zum anderen, weil die in ihr vorkommende Flagellaten-Gattung *Trichonympha* mit den *Trichonympha*-Arten von *Reticulitermes* verglichen werden sollte. Die in den Untersuchungen verwendeten Tiere von *Zootermopsis angusticollis* wurden aus Zuchten entnommen, welche ursprünglich aus Kalifornien stammen und bei 24° C und 65 % relativer Luftfeuchtigkeit gehalten werden.

*Heterotermes indicola* (Wasmann) aus der Familie der Rhinotermitidae, die in Berlin-Dahlem bei 30° C, 28° C und 26° C in teilweise sehr großen Gruppen gezüchtet wird, stammt aus Kanpur (U. P., Indien). Die Art ist in Ost- und

Westpakistan und Nordindien weit verbreitet (G. Becker, 1962 a; 1967) und soll in Uttar Pradesh an den Hängen des Himalaja bis in 2 000 m Höhe leben (G. Bcker, 1962 b).

Die Art ist im indischen Subkontinent vor allem wegen ihrer stark zerstörenden Tätigkeit als gefährlicher Schädling sehr gefürchtet.

Von der vor allem in den nearktischen und palaearktischen Regionen der Erde verbreiteten Gattung *Reticulitermes* (S. F. Light u. A. L. Pickens, 1939; T. E. Snyder, 1949), die als sog. „Erdtermite" bekannt ist, wurden sechs Arten untersucht.

Als die für den Mittelmeerraum charakteristischste Art dieser Gattung wurde *Reticulitermes lucifugus* (Rossi) für die Untersuchungen ausgewählt. Diese Art stellt wie fast alle *Reticulitermes*-Arten hohe Ansprüche an die Luftfeuchtigkeit (G. Becker, 1948). Dementsprechend bevorzugt sie in ihrem Verbreitungsgebiet vor allem bodennahe, feuchte Bereiche. Sie lebt hauptsächlich in totem Holz und baut Gangsysteme in die Erde hinein; man findet sie nicht selten an feuchten Standorten, die in der Nähe von kleinen Flüssen oder Gewässern liegen. Oft kommt *Reticulitermes lucifugus* mit *Kalotermes flavicollis* zusammen am gleichen Befallsort vor. Dann bewohnt *R. lucifugus* fast immer die bodennähere Zone, während *K. flavicollis* in den höheren Bereichen ohne Kontakt mit dem Boden lebt. Die hier untersuchten Tiere stammen aus Frankavilla in Süd-Italien. Die individuenreiche Gruppe wird seit 1961 in Berlin-Dahlem in einem Klimaraum bei 26° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von $\approx 90$ % (bei hoher Erdfeuchtigkeit) gehalten.

Als Vergleich zu *Reticulitermes lucifugus* wurde die von der französischen Atlantikküste stammende teils *R. lucifugus* (Rossi) var. *santonensis* Feytaud, teils *R. santonensis* Feytaud genannte Termite untersucht. Die aus La Rochelle stammende Hauptzucht wird seit 1958 ebenfalls bei 26° C gehalten. Davon lebt seit 1960 eine zweite Gruppe bei 30° C (und einer relativen Luftfeuchtigkeit von $\approx 97$ %).

*R. santonensis*, wie diese Termiten im folgenden genannt werden sollen, verhält sich in mancher Beziehung anders als *R. lucifugus*. Sie ist vor allem sehr viel aggressiver als diese und wird daher oft als Versuchstier für Prüfungen *R. lucifugus* vorgezogen (G. Becker, 1961). Die Frage, ob es sich bei *R. santonensis* um eine eigene Art oder nur um eine Variation von *R. lucifugus* handelt, wurde von vielen Autoren diskutiert, ohne daß sie endgültig gelöst werden konnte (J. Feytaud, 1925, 1950; W. V. Harris, 1954; L. Thurich, 1960; I. Hrdý, 1961 a). Mit den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen kann ein weiterer Beitrag zu diesem Problem geliefert werden.

*Reticulitermes flavipes* (Kollar) aus Nordamerika wurde aus mehreren Gründen ausgewählt. Einmal hat diese Art in mancher Hinsicht große Ähnlichkeit mit *R. lucifugus*, und es bietet sich ein Vergleich zwischen einer europäischen und einer amerikanischen Art unter mehreren ökologischen Gesichtspunkten an; zum anderen ist bekannt, daß *R. flavipes* im Osten von Nordamerika in Klimaten verbreitet ist (S. F. Light u. A. L. Pickens, 1934), in denen sehr tiefe Wintertemperaturen vorkommen können. *R. flavipes* wurde in Deutschland vor allem durch ihr Vorkommen in Hamburg bekannt, wo sie um etwa 1940 in vielen Häusern der Altstadt entdeckt worden war und dort großen Schaden angerichtet hatte. Für die in der vorliegenden Arbeit ausgeführten Experimente wurden Teile aus einer individuenreichen Gruppe verwendet, die aus South Carolina stammt und seit 1961 in Berlin-Dahlem bei 26° C gehalten wird ($\approx 90$ % r. Lf.).

*Reticulitermes hesperus* Banks ist an der pazifischen Küste der USA verbreitet und kommt nach A. L. Pickens (1934) im Norden bis British Columbia, im Süden bis Nord-Kalifornien vor. In diesem Verbreitungsgebiet bevorzugt diese Art vor allem feuchte Regionen, wenngleich man sie dort auch in manchen trockenen Gebieten finden kann (O. L. Williams, 1934). Bei Betrachtung der einzelnen Biotope jedoch erweist sich *R. hesperus* als eine Art, die einen relativ hohen Feuchtigkeitsbedarf hat. Die für die Experimente ausgewählte Gruppe stammt aus Vancouver und wird seit 1957, wie die anderen *Reticulitermes*-Arten bei 26° C, gehalten.

*Reticulitermes tibialis* Banks unterscheidet sich von *R. hesperus* vor allem dadurch, daß sie sich auch in ariden Regionen verbreiten kann. Der geringere Feuchtigkeitsbedarf dieser Art zeigt sich darin, daß sie auch in den Trockenwüsten des Westens der USA zu finden ist (A. L. Pickens, 1934; O. L. Williams, 1934). Nach einer Verbreitungskarte von S. F. Light u. A. L. Pickens (1934) bewohnt *R. tibialis* ein ziemlich großes Areal, das im Osten der USA vom Südende des Michigansees bis an den Golf von Mexiko und im Westen von Idaho bis Kalifornien reicht. Nur im Osten der USA, in Neu Mexiko und in den nördlichen Staaten des Mittleren Westens ist diese Art nicht verbreitet. Da *R. tibialis* bis auf ihren geringeren Feuchtigkeitsbedarf in ihren ökologischen Bedingungen *R. hesperus* sehr ähnlich ist (O. L. Williams, 1934), wurden diese beiden Arten miteinander verglichen. Die seit 1959 in Berlin-Dahlem bei 26° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von $\approx 90\,\%$ gehaltene Zucht stammt aus San Antonio, Texas.

Als letzte Art der Gattung *Reticulitermes* wurde *R. speratus* (Kolbe) var. *speratus* Morimoto untersucht. Diese Art stammt aus Japan und wird seit 1967 in Berlin-Dahlem ebenfalls bei 26° C (r. Lf. $\approx 90\,\%$) gehalten. *Reticulitermes speratus* (Kolbe) ist in Ostasien, vor allem in Japan und Korea verbreitet (M. Koidzumi, 1921; W. V. Harris, 1961). Sie bewohnt also Klimate, die relativ tiefe Wintertemperaturen aufweisen können und damit ähnlich denen sind, in denen *R. flavipes* lebt. Es erschien daher sinnvoll, *R. speratus*, als eine asiatische *Reticulitermes*-Art, im Vergleich mit den europäischen und amerikanischen Arten zu untersuchen. Da *R. speratus* zwar in der Faunenzusammensetzung der Gärkammer im wesentlichen mit den anderen *Reticulitermes*-Arten übereinstimmt, aber zusätzlich eine große *Teratonympha*-Art als Celluloseverdauer aufweist, die bei den anderen Arten nicht vorkommt, eignet sich diese Art ebenfalls für vergleichende Untersuchungen.

Da *Coptotermes* fast die gleiche Faunenzusammensetzung der Gärkammer wie *Heterotermes* hat, wurde auch diese Gattung untersucht, und zwar mit zwei Arten. Die Gattung *Coptotermes* ist in den tropischen Regionen Afrikas, Asiens, Australiens und Amerikas weit verbreitet und hat wegen der Schäden, die sie dort an Holz und anderen Materialien anrichtet, große wirtschaftliche Bedeutung (W. V. Harris, 1961; G. Becker, 1966 a). Vor allem in feuchten Gebieten, wie z. B. an den Küsten ist diese Gattung sehr schädlich, da sie wegen ihres hohen Feuchtigkeitsbedürfnisses dort häufig vorkommt.

Für die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen standen zwei Arten zur Verfügung, eine afrikanische, *Coptotermes amanii* (Sjöstedt) aus Kenia (G. Becker, 1966 a), und eine amerikanische, *Coptotermes niger* Snyder aus Britisch Honduras. Beide Arten werden bei 30° C ($\approx 97\,\%$ r. Lf.), *C. amanii* seit 1962 und *C. niger* seit 1964 in Berlin-Dahlem in großen Staaten gehalten.

Für die Anlage von Kulturen cellulosespaltender Bakterien wurden aus der Familie der „höheren" Termiten, der Termitidae, zwei Arten aus der Gattung

*Nasutitermes* verwendet. Diese Gattung beherbergt in ihrem Hinterdarm keine Flagellaten, sondern eine große Menge von stäbchenförmigen Bakterien, die für die Celluloseverdauung verantwortlich sein sollen.

Die *Nasutitermes*-Arten sind in allen Teilen der Tropen verbreitet (W. V. Harris, 1961). Ein sehr großes und individuenreiches Nest von *Nasutitermes nigriceps* (Haldemann) aus Guatemala wird seit 1967 bei 30° C (≈ 97 % r. Lf.) gehalten. *Nasutitermes peruanus* Holmgren aus Peru wurde fast ein Jahr lang in einem ebenfalls sehr großen und individuenreichen Nest bei 28 ° C (≈ 95 % r. Lf.) gehalten.

### 3.2. Flagellaten der untersuchten Termiten-Arten

Die genaue Bestimmung der in einer Termiten-Art lebenden Flagellaten erfordert eine umfassende morphologische und systematische Kenntnis von Termiten-Protozoen überhaupt. Viele Arten lassen sich nur im Vergleich mit anderen Arten oder mit verschiedenen Stadien bestimmen. Neuere, vor allem elektronenoptische Untersuchungen haben oft gezeigt, daß die Systematik der in Termiten vorkommenden Mastigophora in vielen Fällen einer neuen Bearbeitung bedarf[2]. Häufig wurden, vor allem in der älteren Literatur, Flagellaten-Arten nach ihrem jeweiligen Vorkommen in verschiedenen Termiten-Arten neu beschrieben. So stellte sich in vielen Fällen bei späteren Nachprüfungen heraus, daß für eine bestimmte Art mehrere Artnamen existierten (E. A. Steinhaus, 1947).

Da die Flagellaten vieler der in der vorliegenden Arbeit verwendeten Termiten relativ gut untersucht sind, war eine Bestimmung der größeren Formen meist bis zur Art möglich. In einigen Fällen jedoch konnten sie nur bis zur Gattung bestimmt werden.

Die Bestimmung erfolgte u. a. nach M. M. Chakravarty u. A. K. Banerjee (1956), L. R. Cleveland (1923 b), F. Doflein u. E. Reichenow (1952), O. Duboscq u. P.-P. Grassé (1934 a), J. Georgewitch (1932), P.-P. Grassé (1952 a), P.-P. Grassé u. A. Hollande (1945, 1963), B. Grassi (1917), A. Hollande (1968), J. K. Jacob (1937), H. Kirby (1926, 1932, 1934), M. Koidzumi (1921) und J. C. Uttangi u. K. J. Joseph (1960). Hierzu wurden neben den für die Identifizierung von Protozoen-Arten unerläßlichen Lebendbeobachtungen Ausstrichpräparate verwendet, die nach B. Romeis (1948) mit Sublimat-Alkohol oder mit Bouin fixiert und mit Heidenhains Eisenhämatoxylin oder mit Protargol nach Bodian (H. C. Burck, 1966) gefärbt waren. Für die Lebendbeobachtungen erwies sich die Anwendung der Vitalfarbstoffe Neutralrot, aber auch Methylenblau und Auramin als günstig.

In Tabelle 2 sind die in den untersuchten Termiten gefundenen Flagellaten zusammengestellt. Die Liste ist nicht vollständig. Von mehreren Autoren wurde für einige der Termiten-Arten noch eine Reihe an-

---

[2] Nach mündl. Mitteilung von Prof. Dr. A. Hollande, dem ich an dieser Stelle für die großzügige Hilfe bei der Bestimmung einiger Flagellaten-Arten herzlich danken möchte.

Tabelle 2. Liste der in den untersuchten Termiten gefundenen Flagellaten

| Familie | Art | Ernährungsweise und durchschnittliche Größe |
|---|---|---|
| | *Kalotermes flavicollis:* | |
| Trichomonadidae | *Trimitus divergens* (Kirby) | osmotroph; L: 4— 8 μ |
| | *Opisthomitus avicularis* Dub. & Gra. | osmotroph; L: 10— 15 μ |
| | *Hexamastix termitis* (Grassi) | xylophag; L: 10— 20 μ |
| | *Foaina dogieli* (Dub. & Gra.) | xylophag; L: 10— 30 μ<br>B: 6— 15 μ |
| Joeniidae | *Joenia annectens* Grassi | xylophag; L: 70—120 μ<br>B: 30— 45 μ |
| | *Zootermopsis angusticollis:* | |
| Trichomonadidae | *Trimitus termopsidis* Kirby | osmotroph; L: ∾ 10 μ |
| | (*Hexamastix termopsidis* Kirby) | xylophag; L: ∾ 8 μ |
| | *Trichomonas termopsidis* Cleveland | xylophag; L: 80—130 μ<br>B: 40— 60 μ |
| Streblomastigidae | *Streblomastix strix* Kof. & Swez. | xylophag; L: 40—400 μ<br>B: 4— 5 μ |
| Trichonymphidae | *Trichonympha campanula* Kof. & Swez. | xylophag; L: 250—400 μ<br>B: 50—200 μ |
| | (*T. sphaerica* Kof. & Swez.) | xylophag; L: 150—250 μ<br>B: 70—100 μ |
| | (*T. collaris* Kirby) | xylophag; L: 250—400 μ<br>B: 50—200 μ |
| | *Heterotermes indicola:* | |
| Eucomonymphidae | *Pseudotrichonympha* spec. (*indica* Uttangi) | xylophag; L: 200—250 μ<br>B: 60— 90 μ |
| Spirotrichonymphidae | *Holomastigotoides* spec. (*hartmanni* De Mello) | xylophag; L: 90—120 μ<br>B: 50— 80 μ |
| | *Spirotrichonympha* spec. (*leidyi* De Mello) | xylophag; L: 30— 90 μ<br>B: 20— 40 μ |

| Familie | Art | Ernährungsweise und durchschnittliche Größe |
|---|---|---|
| | *Reticulitermes lucifugus:* | |
| Trichomonadidae | *Trichomonas trypanoides* Dub. & Gras. | osmotroph; L: 13— 17 μ |
| Pyrsonymphidae | *Pyrsonympha flagellata* Gra. | xylophag; L: 100—150 μ<br>B: 10— 60 μ |
| | *P.* spec. | xylophag; L: 70— 90 μ<br>B: 20— 25 μ |
| | *Dinenympha exilis* Koidzumi | xylophag; L: 20—100 μ<br>B: 5— 8 μ |
| | *D. gracilis* Leidy | xylophag; L: 20— 80 μ<br>B: 5— 7 μ |
| | *D.* spec. (*vacuolata* Comes?) | xylophag; L: 50— 60 μ<br>B: 15— 25 μ |
| Microjoeniidae | *Microjoenia hexamitoides* Grassi | xylophag; L: 3— 7 μ |
| Trichonymphidae | *Trichonympha agilis* Leidy | xylophag; L: 60—100 μ<br>B: 30— 40 μ |
| Spirotricho-nymphidae | *Spirotrichonympha flagellata* Grassi & Fòa | xylophag; L: 50— 70 μ<br>B: 20— 40 μ |
| Holomastigotidae | *Holomastigotes elongatum* Grassi & Fòa | osmotroph; L: 30— 50 μ<br>B: 20— 30 μ |
| | *Reticulitermes santonensis:* | |
| Trichomonadidae | *Trichomonas trypanoides* Dub. & Gras. | osmotroph; L: 13— 17 μ |
| | *Monocercomonas* spec. | osmotroph; L: 10— 15 μ |
| Pyrsonymphidae | *Pyrsonympha major* Powell | xylophag; L: 90—130 μ<br>B: 30— 40 μ |
| | (*P. flagellata* Gras.) | xylophag; L: 50— 70 μ<br>B: 20— 30 μ |
| | *Dinenympha gracilis* Leidy | xylophag; L: 30— 60 μ<br>B: 5— 7 μ |
| | *D. fimbriata* Kirby | xylophag; L: 35— 70 μ<br>B: 5— 10 μ |
| Microjoeniidae | *Microjoenia fallax* Gras. | xylophag; L: 5— 9 μ |
| Trichonymphidae | *Trichonympha agilis* Leidy | xylophag; L: 60— 90 μ<br>B: 30— 40 μ |
| Spirotricho-nymphidae | *Spirotrichonympha kofoidi* Dub. & Gras. | xylophag; L: 60—100 μ<br>B: 20— 30 μ |
| Holomastigotidae | *Holomastigotes elongatum* Grassi & Fòa | osmotroph; L: 30— 60 μ<br>B: 20— 30 μ |

| Familie | Art | Ernährungsweise und durchschnittliche Größe |
|---|---|---|
| | *Reticulitermes flavipes:* | |
| Trichomonadidae | *Monocercomonas* spec. | osmotroph; L: 6— 8 µ |
| Pyrsonymphidae | *Pyrsonympha major* Powell | xylophag; L: 90—130 µ<br>B: 25— 40 µ |
| | (*P. vertens* Leidy) | xylophag |
| | *Dinenympha gracilis* Leidy | xylophag; L: 30— 60 µ<br>B: 5— 7 µ |
| Trichonymphidae | *Trichonympha agilis* Leidy | xylophag; L: 60—120 µ<br>B: 20— 30 µ |
| Spirotrichonymphidae | *Spirotrichonympha kofoidi* Dub. & Gras. | xylophag; L: 40— 70 µ<br>B: 15— 30 µ |
| | *Reticulitermes hesperus:* | |
| Pyrsonymphidae | *Pyrsonympha major* Powell | xylophag; L: 80—120 µ<br>B: 20— 45 µ |
| | *P.* spec. (minor Powell) | xylophag; L: 40— 50 µ<br>B: 17— 25 µ |
| | *Dinenympha* spec. (gracilis Leidy) | xylophag; L: 50— 60 µ<br>B: 3— 5 µ |
| | *D. fimbriata* Kirby | xylophag; L: 40— 55 µ<br>B: 5— 6 µ |
| Trichonymphidae | *Trichonympha agilis* Leidy | xylophag; L: 60— 90 µ<br>B: 30— 35 µ |
| Spirotrichonymphidae | *Spirotrichonympha flagellata* Grassi & Fòa | xylophag; L: 65— 75 µ<br>B: 15— 25 µ |
| | *Reticulitermes tibialis:* | |
| Fauna wie bei *R. hesperus* | | |
| | *Reticulitermes speratus* var. *speratus:* | |
| Pyrsonymphidae | *Pyrsonympha grandis* Koidzumi | xylophag: L: 60— 90 µ<br>B: 20— 25 µ |
| | *P. modesta* Koidzumi | xylophag; L: 40— 50 µ<br>B: 20— 25 µ |
| | *Dinenympha exilis* Koidzumi | xylophag; L: 60— 80 µ<br>B: 5— 6 µ |
| | *D. porteri* Koidzumi | xylophag; L: 65— 85 µ<br>B: 5— 6 µ |
| | *D. nobilis* Koidzumi | xylophag; L: 30— 35 µ<br>B: 5— 6 µ |

| Familie | Art | Ernährungsweise und durchschnittliche Größe |
|---|---|---|
| Trichonymphidae | *Trichonympha agilis* var. *japonica* Koidzumi | xylophag; L: 80— 90 μ B: 30— 35 μ |
| Teratonymphidae | *Teratonympha mirabilis* Koidzumi | xylophag; L: 100—280 μ B: 40— 50 μ |
| | *Coptotermes amanii:* | |
| Eucomonymphidae | *Pseudotrichonympha* spec. (1) | xylophag; L: 200—300 μ B: 50— 70 μ |
| Spirotrichonymphidae | *Holomastigotoides* spec. (1) | xylophag; L: 50—120 μ B: 30— 90 μ |
| | *Spirotrichonympha* spec. (1) | xylophag; L: 50— 80 μ B: 30— 40 μ |
| | *Coptotermes niger:* | |
| Eucomonymphidae | *Pseudotrichonympha* spec. (2) | xylophag; L: 300—400 μ B: 70— 80 μ |
| Spirotrichonymphidae | *Holomastogotoides* spec. (2) | xylophag; L: 100—140 μ B: 80—100 μ |
| | *Spirotrichonympha* spec. (2) | xylophag; L: 60— 90 μ B: 40— 50 μ |

derer Flagellaten angegeben. Sie konnten jedoch bei den in Berlin-Dahlem gehaltenen Rassen nicht mit Sicherheit nachgewiesen oder identifiziert werden.

Die Bezeichnungen „L" und „B" in der Tabelle bedeuten Längen und Breiten und sollen nur ungefähre Größenverhältnisse für ausgewachsene Individuen angeben. Innerhalb einer Art können ihre Größen u. a. entsprechend ihrem Zustand vor oder nach einer Teilung zum Teil stark variieren. Für Flagellaten, bei denen nur der Gattungsname sicher bestimmt werden konnte, wurde, soweit möglich, der vermutete Artname in Klammern angegeben. Bei den beiden *Coptotermes*-Arten konnten die Flagellaten nicht genauer bestimmt werden. Für vergleichende Betrachtungen war zu ihrer Unterscheidung daher eine Kennzeichnung mit jeweils 1 bzw. 2 notwendig. Vollständig in Klammern angegebene Flagellaten-Arten sind nach Literaturangaben mit großer Wahrscheinlichkeit in den untersuchten Termiten vorhanden, konnten hier jedoch nicht sicher identifiziert werden.

Es würde im Rahmen dieser Arbeit zu weit führen, jede angegebene Flagellaten-Art in allen Einzelheiten zu beschreiben. Daher soll im folgenden nur kurz auf die wichtigsten Erkennungsmerkmale einiger Arten und die Charakteristika der einzelnen Faunen eingegangen werden.

Bei einem Vergleich der Darmfaunen fallen zunächst in mehreren Fällen verschiedene Gemeinsamkeiten auf. Gerade bei den *Reticulitermes*-Arten zeigen die jeweiligen Flagellaten-Kombinationen eine mehr oder weniger große Übereinstimmung der Gattungen, häufig sogar der Arten. So konnten in ihnen mindestens je eine *Pyrsonympha-*, eine *Dinenympha-*, eine *Trichonympha-* und — außer bei *R. speratus* var. *speratus* — eine *Spirotrichonympha*-Art bestimmt werden. Davon war *Trichonympha* sogar immer mit derselben Art *Trichonympha agilis* (bei *R. speratus* var. *speratus* mit einer Variation) vertreten, einem relativ großen und leicht zu erkennenden Flagellaten, der eine wichtige Rolle beim Holzabbau spielt (Abb. 5).

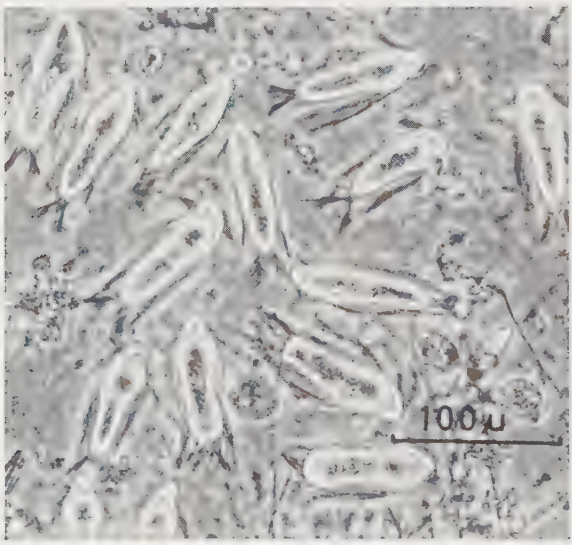



Abb. 5. *Trichonympha agilis* aus *Reticulitermes flavipes* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

*Spirotrichonympha*, eine ebenfalls celluloseabbauende Gattung, ist ovoid bis spindelartig geformt. Man kann sie an ihren spiralig um den Körper angeordneten Hunderten von Geißeln erkennen, die am Vorderende eine Art Pseudorostrum bilden (Abb. 6).

Sie war in zwei Arten vorhanden. Davon wurde *Spirotrichonympha flagellata* in *R. lucifugus*, *R. hesperus* und *R. tibialis* und *Spirotrichonympha kofoidi*, die *S. flagellata* sehr ähnlich ist, in *R. santonensis* und *R. flavipes* gefunden.

Eine größere Vielfalt zeigten die aus der Familie Pyrsonymphidae stammenden Arten. Diese Familie lebt mit ihren beiden Gattungen

Abb. 6. *Spirotrichonympha* spec. aus *Reticulitermes lucifugus* (Protargol-Färbung).

*Pyrsonympha* und *Dinenympha* fast ausschließlich in *Reticulitermes*. Da in ihr einmal sowohl freilebende, als auch an der Darmwand festgeheftete Formen (Abb. 2; s. S. 393), zum anderen verschiedene kleine und große Stadien vorkommen, ist sie sehr vielgestaltig. Daher lassen sich gerade die kleinen Stadien beider Gattungen nur schwer voneinander unterscheiden; die älteren Formen dagegen können vor allem aufgrund ihres Größenunterschiedes meist auseinandergehalten werden.

Während die *Dinenympha*-Arten häufig nicht dicker als 5 µ—10 µ, lang, spindelförmig und tordiert sind (Abb. 7), haben viele *Pyrsonympha*-Arten im ausgestreckten Zustand eine auffallend größere, meist sack- oder birnenförmige Gestalt (Abb. 8). Beiden Gattungen sind 4 (bei älteren Stadien häufig bis 8) Geißeln eigen, die auf Rippen den ganzen Körper entlanglaufen und frei enden.

Typische Vertreter von *Dinenympha* sind *D. gracilis* (in *R. lucifugus, R. santonensis, R. flavipes, R. hesperus* (?) und *R. tibialis* (?)) und *D. exilis* (in *R. lucifugus* und *R. speratus speratus*). Typische Vertreter von *Pyrsonympha* sind *P. flagellata* (in *R. lucifugus* und *R. santonensis* (?)) und *P. major* (in *R. santonensis, R. flavipes, R. hesperus* und *R. tibialis*).

Durch den großen Formenreichtum in der Familie Pyrsonymphidae war nicht in allen Fällen die meist sehr schwierige Bestimmung der Arten möglich.

Gegenüber den relativ großen celluloseabbauenden Flagellaten aus den Familien Pyrsonymphidae, Trichonymphidae und Spirotrichonymphidae sind bei der Betrachtung eines Gärkammerinhaltes die kleineren Arten, vor allem aus der Familie Trichomonadidae, weniger auffallend. Durch ihre hauptsächlich osmotrophe Ernährungsweise scheinen sie für die Symbiose bei *Reticulitermes* eine nur untergeordnete Rolle zu spielen. Dies gilt möglicherweise auch für Flagellaten der Gattung *Microjoenia* und *Holomastigotes*.

Abb. 7. *Dinenympha* spec. aus *Reticulitermes lucifugus* (Protargol-Färbung).

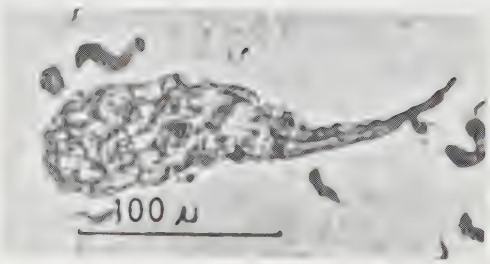



Abb. 8. *Pyrsonympha* spec. aus *Reticulitermes lucifugus* (Protargol-Färbung).

Unter allen hier untersuchten *Reticulitermes*-Arten zeigt die Darmfauna von *R. speratus* var. *speratus* durch das Vorhandensein von *Teratonympha mirabilis* einen deutlichen Unterschied (Abb. 9).

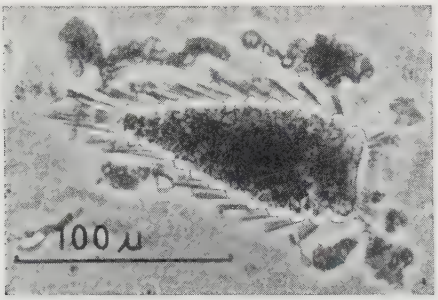



Abb. 9. *Teratonympha mirabilis* aus *Reticulitermes speratus* var. *speratus* — Vorderende etwas eingezogen (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Die zum Teil sehr großen Individuen dieser Art fallen beim Betrachten des Gärkammerinhaltes sofort durch ihre segmentiert wirkende, an Polychaeten erinnernde Gestalt auf. Auf den um den Körper laufenden, stark hervortretenden Rippen sind die Geißeln angeheftet. Diese Art, die nur in den ostasiatischen Termiten *R. speratus* und *R. flaviceps* vorkommt (M. Koidzumi, 1921), ist trotz ihrer außergewöhnlichen Form und Größe mit der Gattung *Trichonympha* nahe verwandt und nimmt wie diese Holz in das Endoplasma auf.

Bei den sechs untersuchten *Reticulitermes*-Arten gleichen sich die Faunen der beiden amerikanischen Arten *R. hesperus* und *R. tibialis* (H. Kirby, 1934). Die Fauna von *R. santonensis* ähnelt der von *R. flavipes* mehr als der von *R. lucifugus*, dennoch nimmt sie eine gewisse Mittelstellung zwischen beiden Arten ein. Wegen der in vielen Punkten übereinstimmenden Faunen von *R. flavipes* und *R. lucifugus* (z. B. wird von einigen Autoren *Pyrsonympha major* auch für *R. lucifugus* und *Spirotrichonympha flagellata* auch für *R. flavipes* angegeben), ist eine Aussage über die noch unklare systematische Stellung von *R. santonensis* aufgrund ihrer Darmsymbionten nur schwer möglich.

Die in den hier verwendeten *Reticulitermes*-Arten fast immer gleiche Kombination der Flagellaten-Gattungen wurde als Darmfaunentyp „Reticulitermes“ zusammengefaßt.

Im folgenden ist der Darmfaunentyp „Heterotermes-Coptotermes“ zu nennen. Wie schon bei der Vorstellung der Termiten-Arten erwähnt wurde, sind sowohl in *Heterotermes indicola*, als auch in *Coptotermes amanii* und *C. niger* dieselben Flagellaten-Gattungen vertreten. Sie sind relativ leicht voneinander zu unterscheiden.

Vor allem die Gattung *Pseudotrichonympha* fällt durch ihre für Termiten-Protozoen ungewöhnliche Größe und Form auf. Sie erscheint wie ein *Trichonympha*-Flagellat, der um ein Mehrfaches seiner Körperlänge auseinandergezogen wurde (Abb. 4; s. S. 396). Außer einer großen Zahl von Geißeln ist

die Außenwand des Körpers, wie auch bei *Trichonympha*, oft mit vielen Spirochaeten besetzt. Das Endoplasma ist bei den meisten Individuen bis auf das kurze Vorderende mit kleinen, granula-artig aussehenden Holzteilchen gefüllt. Die Abbildungen 4, 10 und 11 zeigen Individuen aus den drei Wirten.

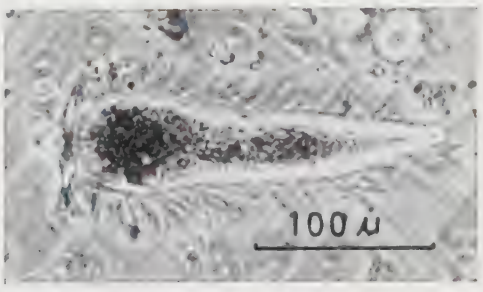



Abb. 10. *Pseudotrichonympha* spec. aus *Coptotermes amanii* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Abb. 11. *Pseudotrichonympha* spec. aus *Coptotermes niger* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Die Gattungen *Holomastigotoides* und *Spirotrichonympha* aus der Familie Spirotrichonymphidae sehen sich sehr ähnlich. Erschwerend für eine Unterscheidung ist die stark schwankende Größe unter den Individuen einer Art, die je nach Zustand vor oder nach einer Teilung variieren kann.

Beiden Gattungen ist die in Form einer rechtsdrehenden Helix angeordnete Begeißelung gemein. Während jedoch *Holomastigotoides* meist größer, plumpovoidartig ist und eine mehr oder weniger stumpfe Spitze hat, kann man *Spirotrichonympha* an der meist spindelförmigen und etwas kleineren Gestalt erkennen, deren Vorderende zu einem spitzen Pseudorostrum ausgezogen ist. Sie sind starke Cellulose-Abbauer, was bei Vitalfärbungen mit Neutralrot an der großen Menge der dunkel angefärbten Holzteilchen zu erkennen ist. Die Abbildungen 12, 13, 14 zeigen Individuen der beiden Gattungen aus *H. indicola*, *C. amanii* und *C. niger*.

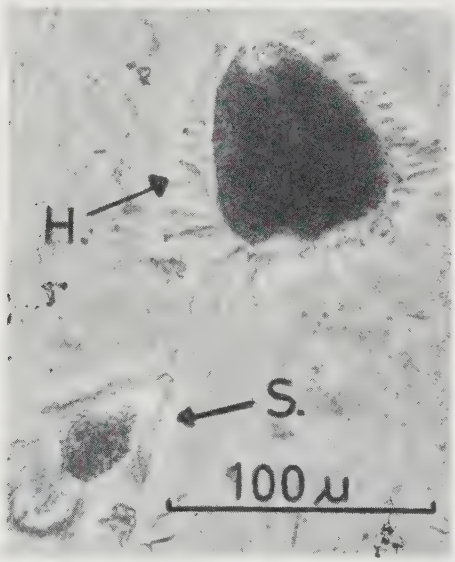



Abb. 12. *Holomastigotoides spec.* (H) und *Spirotrichonympha* spec. (S) aus *Heterotermes indicola* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

In *Zootermopsis angusticollis* (Darmfaunentyp „Zootermopsis") leben neben den großen *Trichonympha*-Flagellaten, die bis zu 400 µ lang und bis zu 200 µ dick sein können (Abb. 15), Flagellaten-Arten, die typisch für die Gattung *Zootermopsis* sind. Hier ist zunächst *Streblomastix strix* zu nennen, ein Flagellat mit 4 Geißeln aus der Familie Streblomastigidae, die mit der Familie Pyrsonymphidae nahe verwandt ist.

Diese Art ist sehr metabol. So kann man in einer Gärkammer nebeneinander kleine, an den Enden zugespitzte, spindelartige Stadien von 40 µ bis 50 µ Länge und alle Übergänge bis zu ca. 400 µ langen, fadenartigen Stadien erkennen. Die Individuen sind alle nicht dicker als 4 µ bis 5 µ. Ihr Körper ist tauartig verdreht und erscheint durch 4 bis 8 rippenartige, den Körper entlang verlaufende Erhebungen im Mikroskop gestreift. Man kann, wie schon erwähnt, in der Gärkammer frei herumschwimmende und an der Darmwand festsitzende Stadien nebeneinander finden (Abb. 3; s. S. 394 und Abb. 16).

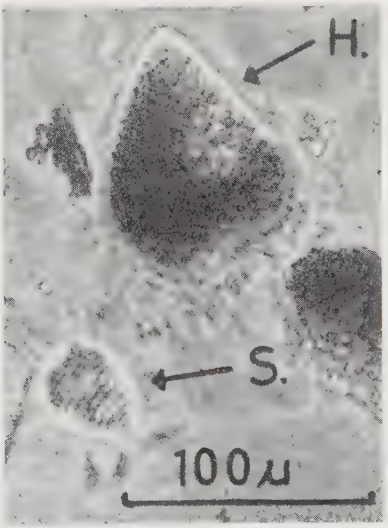



Abb. 13. *Holomastigotoides spec.* (H) und *Spirotrichonympha* spec. (S) aus *Coptotermes amanii* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

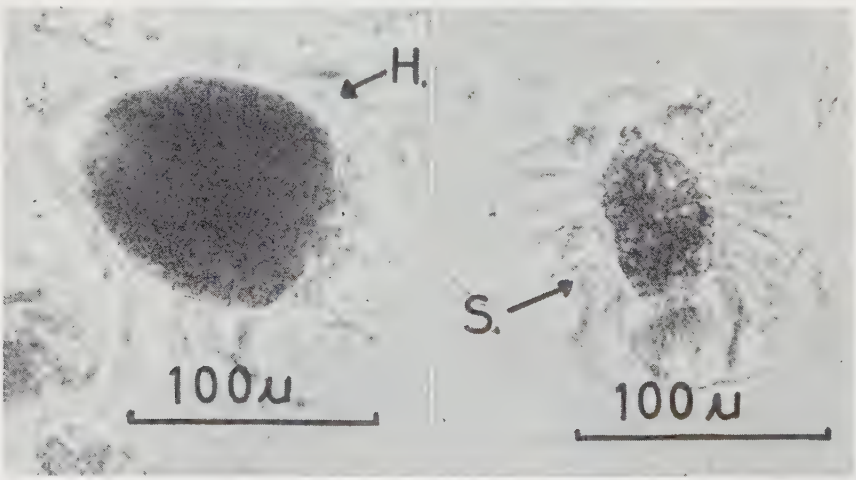



Abb. 14. *Holomastigotoides* spec. (H) und *Spirotrichonympha* spec. (S) aus *Coptotermes niger* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

*Trichomonas termopsidis*, ein für die Familie Trichomonadidae ungewöhnlich großer Flagellat, der leicht an seiner undulierenden Membran zu erkennen ist (Abb. 17), und *Trimitus termopsidis* wurden durch die Kultivierungsversuche W. Tragers (1934 a, b) bekannt.

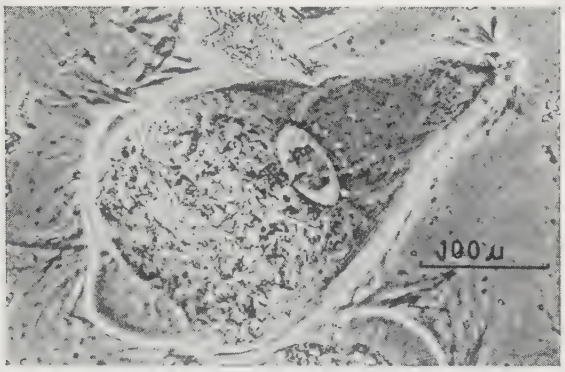



Abb. 15. *Trichonympha* spec. aus *Zootermopsis angusticollis* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

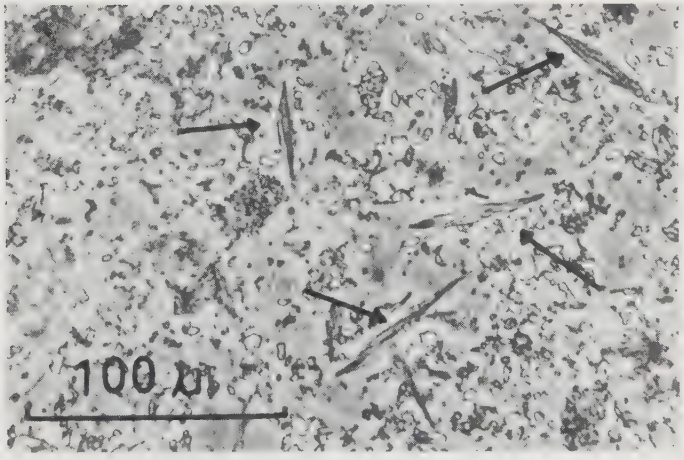



Abb. 16. *Streblomastix strix* aus *Zootermopsis angusticollis* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Eine ebenso eigenständige Flagellaten-Kombination hat *Kalotermes flavicollis* (Darmfaunentyp „K a l o t e r m e s"). Einer riesigen Menge kleiner Arten, die zum Teil osmotroph (wahrscheinlich kommensalisch) und zum Teil xylophag leben, steht die große Art *Joenia annectens* (Abb. 18) gegenüber, die bei *K. flavicollis* hauptsächlich den Abbau der Holznahrung besorgt.

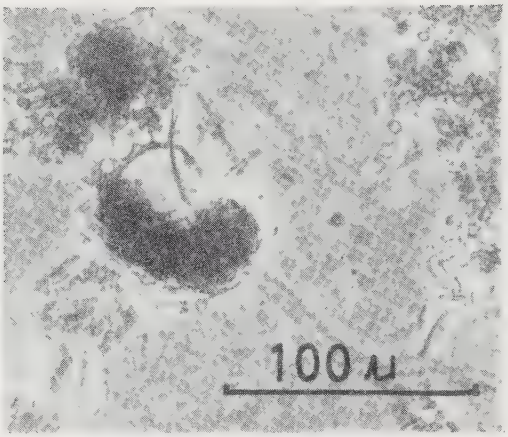



Abb. 17. *Trichomonas termopsidis* aus *Zootermopsis angusticollis* (Lebendaufnahme, Phasenkontrast).

Abb. 18. *Joenia annectens* aus *Kalotermes flavicollis* (Protargol-Färbung).

Aus der Vielzahl der zum Teil schwer auseinanderzuhaltenden kleinen, zu der Familie Trichomonadidae gehörenden Arten ist *Foaina dogieli* leichter zu unterscheiden.

Dieser Flagellat hat 4 Geißeln, eine spindelförmige Gestalt und ist am Vorderende nach einer Seite meist etwas umgebogen. Drei der Geißeln sind relativ kurz und schlagen gemeinsam rhythmisch, während die vierte Geißel länger ist, teilweise bogenförmig am Körper entlangzieht und zum Hinterende weist (Abb. 19). *F. dogieli* lebt wie *Hexamastix termitis*, einem ähnlich gestaltenen Flagellaten mit sechs Geißeln (Abb. 20), xylophag.

In allen untersuchten Termiten-Arten wurde neben den Flagellaten eine meist große Zahl von Spirochaeten, Spirillen, stäbchenförmigen und coccenartigen Bakterien gefunden.

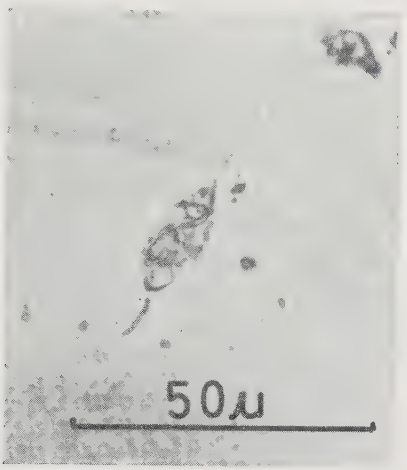



Abb. 19. *Foaina dogieli* aus *Kalotermes flavicollis* (Protargol-Färbung).

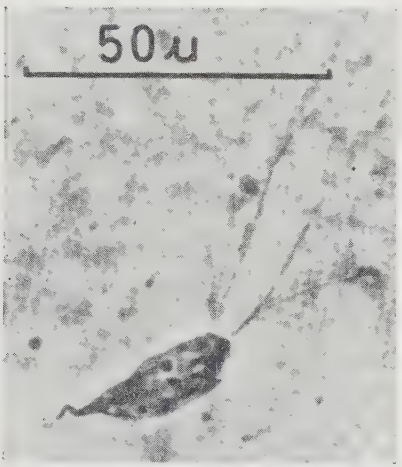



Abb. 20. *Hexamastix termitis* aus *Kalotermes flavicollis* (Protargol-Färbung).

### 4. Ergebnisse vorbereitender Untersuchungen über Ausschaltung und Kultur von Symbionten

Die einleitenden Versuche sollten der Klärung dienen, wie sich die Protozoenfauna einiger Termiten-Arten unter extremen Bedingungen für die Versuchstiere verhält. Zum anderen sollte ein Beitrag zu bisher Bekanntem über die Bedeutung der Bakterien in der Gärkammer geliefert werden, um den Wert sowohl der Protozoen als auch der Bakterien für die Symbiose mit Termiten klarer herausstellen zu helfen.

In einem Versuch wurden durch verschieden hohe Temperaturstufen diejenigen Temperaturen ermittelt, bei denen eine Defaunierung der Gärkammer eintritt. Die so gewonnenen Werte sollten als grobe Anhaltspunkte für die obere Temperaturverträglichkeit der Symbionten einiger, als charakteristische Beispiele ausgewählter Termiten-Arten dienen und die in den Hauptversuchen angewendeten obersten Temperaturstufen festlegen.

In einem weiteren Experiment wurden die Termiten sowohl starken, als auch schwachen Hungerbedingungen ausgesetzt, die darüber Auskunft geben sollten, in welcher Reihenfolge die Flagellaten-Arten ausgeschaltet werden. Einmal erlauben die Ergebnisse aus diesen Untersuchungen Rückschlüsse auf die Bedeutung der einzelnen Arten für den Cellulose-Abbau, zum anderen können Vergleiche zu den in Abschnitt 5 durchgeführten Temperaturversuchen angestellt werden. Werden Termiten nämlich Temperaturen ausgesetzt, die für sie so ungünstig sind, daß ihre Fraßaktivität erlahmt, dann vermindert sich zwangsläufig der Nahrungsnachschub in die Gärkammer. Dies bedeutet für die Darmsymbionten aber, daß sie dadurch mehr oder weniger starken Hungerbedingungen ausgesetzt sind (S. F. Cook und R. E. Smith, 1942).

Durch völligen Entzug der Holznahrung wurden extreme Hungerverhältnisse herbeigeführt. Die Ergebnisse zeigten, wie zu erwarten war, daß die Termiten dadurch sehr bald geschädigt wurden. Eine hierdurch mögliche Beeinträchtigung der schrittweisen Defaunierung der Darmfauna wurde in einer weiteren Versuchsgruppe durch Verfütterung einer einfachen Kohlenstoffquelle (Glucose) versucht auszuschalten. Den Darmprotozoen wurden dadurch ähnliche Mangelbedingungen wie unter Hungerverhältnissen geboten, die jedoch eine nicht zu starke Beeinträchtigung der normalen Aktivität der Wirtstiere erwarten ließen.

Für die Frage nach der Bedeutung der Bakterien wurden in einem Dauerversuch mehrere in-vitro-Kulturen angesetzt, denen Cellulose als Hauptenergiequelle beigegeben worden war.

Nach Gesichtspunkten charakteristischer Darmfaunentypen wurden die in diesen einleitenden Versuchen benutzten Termiten-Arten als Bei-

spiele aus der Gesamtgruppe der in Tab. 1 zusammengestellten Arten ausgewählt. Danach kamen zur Untersuchung als Beispiel für den Darmfaunentyp:

| | |
|---|---|
| „Kalotermes“: | *Kalotermes flavicollis,* |
| „Heterotermes-Coptotermes“: | *Heterotermes indicola,* |
| „Reticulitermes“: | *Reticulitermes santonensis.* |

Für die Bakterienkulturen war neben den beiden *Nasutitermes*-Arten nur *Reticulitermes santonensis* ausgewählt worden, da diese Art besonders zahlreiche Bakterien mit vielen Formen in ihrer Gärkammer beherbergt.

### 4.1. Defaunierung durch Temperaturerhöhung

Vor allem von L. R. Cleveland (1924, 1925 c, d, 1926 a, b) wurden mehrere Wege beschrieben, Termiten ganz oder teilweise zu defaunieren.

Neben der Abtötung der Flagellaten durch Hungernlassen der Termiten oder durch eine Sauerstoffatmosphäre und erhöhten Druck (L. R. Cleveland, 1925 c, d, 1926 a; M. Yamasaki, 1931) besteht die Möglichkeit die Gärkammerfauna der Termiten durch erhöhte Temperatur zu eliminieren. Für *Reticulitermes flavipes* (Kollar), *Kalotermes schwarzi* Banks, *K. jouteli* Banks und *Prorhinotermes simplex* (Hagen) gab L. R. Cleveland (1924) an, daß bei 24stündiger Einwirkung von einer Temperatur von 34° C die Flagellaten abgetötet werden, ohne daß der Wirtsorganismus dabei beschädigt wird. Die Symbionten von *R. flavipes* sollen sogar schon ausgeschaltet werden, wenn die Versuchstiere 10 Min. lang einer Temperatur von 34° C ausgesetzt sind. Er stellte fest, daß die Letaltemperatur der Symbionten im allgemeinen 3—4° unter der des Wirtes liegt.

Hierzu sei erwähnt, daß bei der Anwendung plötzlicher Temperaturerhöhungen nicht allein die hohe Temperatur, sondern vor allem der durch sie eingetretene Schock (H. Precht, J. Christopherson, H. Hensel, 1955) die Abtötung der Flagellaten bewirken kann. Er wird um so stärker sein, je tiefer die Temperatur war, an der die Termiten und ihre Darmfauna ursprünglich adaptiert waren.

Weiterhin hat es nicht an Versuchen gefehlt, die Darmfauna der Termiten auch durch Antibiotica auszuschalten (u. a. J. K. Bready, 1960; J. K. Bready u. S. Friedman, 1963), doch führt deren Verfütterung sehr leicht zu einer Schädigung der Termiten selbst.

Die Protozoen von *K. flavicollis, H. indicola* und *R. santonensis* sollten nach der Methode der Gärkammer-Defaunierung von L. R. Cleveland (1924) abgetötet werden.

Versuchsausführung:

Jeweils 30 Arbeiter (bei *Kalotermes* gleichgroße ausgewachsene Pseudergaten) der drei Arten wurden in Plastiktuben von 3 cm Durchmesser und 6 cm Höhe mit fein durchlöchertem Deckel gesetzt. Diese Tuben waren ca. 2 cm hoch mit Lauberde gefüllt, welche zu 50 % des eigenen Trockengewichtes ange-

feuchtet war. Damit die gewohnten Fütterbedingungen möglichst erhalten blieben, erhielt jede Tiergruppe ein Stückchen Pinus-Splintholz, das aus dem jeweiligen Nest der Termiten-Art entnommen worden war und deutlich frische Fraßspuren zeigte.

Die Behälter mit den Termiten wurden in verschlossene größere Gefäße gestellt, deren Boden mit Wasser bedeckt war, um eine hohe Luftfeuchtigkeit zu erreichen. Je eine Gruppe der drei Arten wurde in Thermostaten mit 34°, 36°, 38° und 40° C gestellt. Nach jeweils 12 Stunden wurden aus jedem Ansatz die Gärkammern von 5 Tieren untersucht( die bei 34° und 36° C gehaltenen Ansätze von *K. flavicollis* erst nach 3 Tagen und dann nur alle 24 Stunden).

Dazu wurde der Darm mit einer Pinzette aus dem Abdomen gezogen, der Inhalt der Gärkammer mit spitzen Präpariernadeln auf einem Hohlschliff-Objektträger in einem Tropfen Lösung „IV" geöffnet (Näheres dazu Abschn. 5), ausgestrichen, mit einem Deckglas bedeckt und unter dem Mikroskop betrachtet. Zur Beurteilung der Ergebnisse fand ein Vergleich mit Gärkammern von gleich großen Tieren statt, die direkt dem Nest entnommen worden waren.

Ergebnisse:

a) *Kalotermes flavicollis*

Während 34° C im Verlauf der Versuchszeit auf die Tiere nicht schädigend wirkte und auch die Darmfauna erhalten blieb, 36° C erst nach 10 Tagen die Symbionten teilweise eliminierte, aber auch die Termiten selbst schädigte (träge Bewegungen, Nahrungsverweigerung, Tiere z. T. moribund), wirkte 40° C nach 12 Stunden sowohl für die Termiten als auch für ihre Symbionten letal. Am schonendsten für die Wirtsorganismen gelang eine Eliminierung der Darmfauna bei 38° C. Nach etwa 72 Stunden waren im allgemeinen alle Protozoen ausgeschaltet, wobei zuerst die große Art *Joenia annectens* abstarb. Die Bakterien jedoch blieben erhalten und schienen von der Temperatur nicht negativ beeinflußt zu werden.

Eine langsame Verminderung der Protozoen-Zahl tritt auch bei 34° C ein. Dieser Prozeß geht aber, wie in einem späteren Versuch gefunden wurde, sehr langsam vonstatten. Eine deutliche Abnahme der Flagellaten ist erst dann zu beobachten, wenn die Tiere für 8—10 Wochen in dieser Temperatur gehalten werden (s. Abschn. 5).

b) *Heterotermes indicola*

Die Defaunierung der Darmfauna von *H. indicola* gelang nur schwer und war meist nicht vollständig. Entweder wurden die Termiten selbst durch die hohe Temperatureinwirkung geschädigt oder getötet, oder die Protozoen wurden nur teilweise ausgeschaltet. Die Versuche mußten daher mehrere Male wiederholt werden.

Bei 34° C blieb die Darmfauna wie bei *K. flavicollis* auch nach 10 Tagen nahezu unbeeinflußt. Die Versuchstiere selbst machten ebenfalls keinen geschädigten Eindruck. Bei 36° C wurde schon nach 24 Stunden

eine teilweise Verminderung der Protozoen beobachtet, jedoch waren auch die Termiten etwas geschädigt. Es konnte dabei nicht gefunden werden, daß eine der vorhandenen Flagellaten-Arten zuerst abgetötet wird. Während die Versuchstiere bei 40° C nach 12 Stunden abgestorben waren, konnte bei rd. der Hälfte von 40 untersuchten Tieren, die bei 38° C zwei Tage standen, eine Defaunierung beobachtet werden. Auch hier jedoch waren die Versuchstiere offensichtlich geschädigt worden.

In den Hauptversuchen konnte also 34° C als oberste Temperaturstufe gewählt werden.

c) *Reticulitermes santonensis*

Ebenso wie bei *R. flavipes* (L. R. Cleveland, 1924) genügte bei *R. santonensis* in den meisten Fällen eine 24stündige Einwirkung von 36° C zur Defaunierung der Symbionten. Auch hier gingen ähnlich wie bei *K. flavicollis* zuerst die großen cellulosespaltenden Flagellaten-Arten *Trichonympha agilis* und *Pyrsonympha major* verloren. Es folgten dann die in großer Zahl vorhandenen *Dinenympha gracilis* und *D. fimbriata*, während die kleinen Arten, vor allem die kommensalisch lebende Art *Trichomonas trypanoides*, zuletzt verschwanden. Die Versuchstiere zeigten in dieser Temperaturstufe nach 24 Stunden keine starken Schädigungserscheinungen.

Eine Defaunierung von *R. santonensis* gelang auch bei 34° C. Sie trat bei rd. 70 % aller Versuchstiere erst nach 2—3 Tagen, bei den restlichen 30 % nach 4 Tagen ein.

Wie auch bei den Hauptversuchen (s. Abschn. 5) gefunden worden ist, waren Temperaturen über 32° C im allgemeinen für die Protozoenfauna von *R. santonensis* schädlich und töteten die Symbionten mehr oder weniger rasch ab. Der Prozeß der Defaunierung nahm, wie zu erwarten war, mit über 32° C steigender Temperatur zu. Während jedoch 34° C und 36° C von den Versuchstieren für kurze Zeit ohne besondere Beeinträchtigung ihrer Vitalität ertragen werden konnten, wirkten 38° C und 40° C schon nach wenigen Stunden auf die Termiten so stark schädigend, daß eine schonende Defaunierung nicht gewährleistet war. *R. santonensis* erwies sich dadurch gegenüber *K. flavicollis* und *H. indicola* als wesentlich anfälliger für Temperaturen über 32° C. Dies stimmt mit den Angaben von G. Becker (1967) über die Temperaturverträglichkeiten überein.

### 4.2. Wirkung von Nahrungsentzug und Mangeldiät auf die Symbionten

L. R. Cleveland (1925) hat die Defaunierung von *Zootermopsis angusticollis* und *Z. nevadensis* durch völligen Entzug von Nahrung beschrie-

ben. Es gelang ihm, die Versuchstiere nach rd. 25 Tagen von ihren Symbionten zu befreien. Auf ähnliche Weise, wie bei den Fütterungsversuchen von G. Montalenti (1932) und W. Goetsch und R. Grüger (1942) mit cellulosefreier Ersatznahrung, ging die Defaunierung bei völligem Entzug der Nahrung schrittweise vor sich. So verschwanden immer zuerst die für die Celulose-Fermentierung wichtigsten Flagellaten-Arten (z. B. bei *Zootermopsis: Trichonympha*-Arten).

In Anlehnung an diese Versuche und deren Ergebnisse wurden Versuchsgruppen der drei Arten *K. flavicollis, H. indicola* und *R. santonensis* Hungerbedingungen ausgesetzt und andere Versuchsgruppen derselben Arten mit einer einfachen Kohlenstoffquelle gefüttert.

Versuchsausführung:

Die Versuchsansätze bestanden aus je 50 gleich großen, voll ausgewachsenen Arbeitern bei *H. indicola* und *R. santonensis* und 30 gleich großen Pseudergaten bei *K. flavicollis*.

Die einzelnen Gruppen wurden in vorbereitete Petrischalen (⌀ 8,5 cm; h 1,5 cm) gesetzt. Diese Schalen waren mit etwas geglühtem und rd. 5mal gründlich gewaschenem Sand gefüllt. Sie standen in nicht luftdicht verschlossenen Gefäßen, deren Boden mit Wasser bedeckt war, was eine relative Luftfeuchtigkeit von 98—99 % sicherte.

Bekanntlich werden tote Termiten meist rasch von ihren Nestgenossen gefressen. Einer hierdurch möglichen Beeinflussung der Ergebnisse wurde durch sofortiges Entfernen der während der Versuchsdauer gestorbenen Termiten begegnet.

Alle Versuchstiere stammten aus Zuchten, die in einem Raum bei 26° C gehalten werden. Entsprechend erfolgte hier die Durchführung der Versuche mit jeweils einer Kontrollgruppe, einer Hungergruppe und drei modifizierten Ansätzen, in denen D (+)-Glucose (Merck) als Hauptfutterquelle diente.

Während die unter Hungerbedingungen gehaltenen Tiere nur in den mit Sand gefüllten Petrischalen lebten, bekamen die Kontrollgruppen zusätzlich je ein Stück deutlich frisch und stark angefressenes *Pinus*-Splintholz, das aus den jeweiligen Nestern entommen worden war.

Die drei modifizierten Ansätze bestanden aus einer 10 %igen Glucoselösung, einer 5 %igen Glucoselösung gebunden in Agar und einer 5 %igen Glucoselösung und 2 % Casein-Pepton, ebenfalls gebunden in Agar.

Die 10 %ige Glucoselösung wurde den Tieren in dem vertieften Teil eines Hohlschliff-Objektträgers angeboten, der auf den Sand gelegt und jeden Tag erneuert wurde. Wie bei einem zuvor durchgeführten Vergleich mit reinem Wasser festgestellt werden konnte, nahmen die Tiere die Lösung im Gegensatz zu Wasser willig an.

Die bei + 4° C in kleinen Petrischalen (⌀ 3,5 cm; h 1,5 cm) aufbewahrten Agar-Böden wurden den Termiten in gleich großen Portionen jeden Tag frisch verfüttert und die Reste des Vortags entfernt. Dadurch konnte die an einem Tag gefressene Menge festgestellt werden. Außerdem waren damit weitgehend keimfreie Bedingungen gewährleistet, da der Agar-Boden bei der Versuchstemperatur und -feuchtigkeit leicht verpilzt.

Ansätze der Böden: Im Autoklaven wurden 5 g Agar (DAB 6) und 12,5 g Glucose (+ 5 g Pepton) in 250 ml Aqua dest. bei 120° C gelöst, 30 Min. sterilisiert und in die sterilen kleinen Petrischalen zu je 10 ml-Portionen gegossen.

An jedem dritten Tag wurden bei *H. indicola* und *R. santonensis* die Gärkammern von 5 Termiten aus jeder Gruppe untersucht und mit den Kontrollen verglichen. Jeweils 5 Tiere aus jedem Ansatz von *K. flavicollis* kamen bei dem Hungerversuch jeden dritten Tag und bei den Glucose-Ansätzen nach jeder Woche zur Untersuchung.

Auf Grund der starken Fettkörperbildung, die bei Schädigungen der Versuchstiere zu erwarten war (s. dazu W. Goetsch u. R. Grüger, 1942) und auch während der Versuchszeit beobachtet werden konnten, wurde auf ein Wägen der untersuchten Termiten verzichtet. Da durch das gebildete Fett die Gewichtsverhältnisse bei einem Termitenorganismus verschoben werden, lassen Wägungen nicht ohne weiteres auf eine direkte Abhängigkeit des Termitengewichts von der gefressenen Futtermenge und der Menge der Flagellaten in der Gärkammer schließen.

Auch die gefressene Agar-Menge wurde nur durch mikroskopische Kontrolle bei der Gärkammeruntersuchung protokolliert (gefressener Agar ist deutlich in der Gärkammer zu erkennen), weil der Agar bei den angewendeten Versuchsbedingungen laufenden Gewichtsverschiebungen unterworfen war.

Die Präparation und mikroskopische Betrachtung der Gärkammerinhalte erfolgte wie bei Versuch 4.1. Bei gleicher Vergrößerung und im Vergleich mit Gärkammern von Kontrolltieren wurde eine grobe zahlenmäßige Abschätzung der Flagellaten-Menge — getrennt nach Arten — einer untersuchten Gärkammer durchgeführt. Aus den sich jeweils entsprechenden Werten der aus einem Versuchsansatz untersuchten Tiere wurde ein Mittelwert gebildet.

In den Tabellen bedeuten die Bezeichnungen: ++ sehr viel (entspricht normaler Anzahl in der Gärkammer einer Termite aus der Zucht), + viel, (+) wenig, (−) einige Individuen gefunden, − keine Individuen gefunden. (Bezeichnungen wie ++/+ sind Zwischenstufen, ∞ zeigt eine invasionshafte Vermehrung gegenüber der normalen Menge ++ an. Die Bewertungen sind relative Angaben und beziehen sich jeweils auf die Mengenverteilung der Flagellaten-Arten in einer normalen Gärkammer. So bedeutet die Bezeichnung + + z. B. bei den in *R. santonensis* vorkommenden Arten *Trichonympha agilis* 3 000—5 000, *Dinenympha gracilis* jedoch > 6 000 und *Pyrsonympha major* nur 2 000—3 000 Individuen.)

Bei allen drei Termitenarten stimmten die aus den jeweils modifizierten Ansätzen mit Glucose als Kohlenstoffquelle gewonnenen Werte ziemlich genau überein, auch die Zugabe von Pepton verzögerte eine schrittweise Defaunierung der Versuchstiere nicht wesentlich. Daher konnten die Ergebnisse aus den drei Versuchsgruppen zusammen verwendet werden.

Ergebnisse:

a) *Kalotermes flavicollis*

α) bei völligem Nahrungsentzug.

Die ersten Schädigungen durch den Nahrungsentzug traten bei den Versuchstieren nach etwa einer Woche ein, und nach 18 Tagen lebte nur noch eines von den noch nicht untersuchten Tieren. Im Verlauf der Versuchszeit wurden die Termiten immer schwächer und die Abdomina

flachten stark ab. In der Gärkammerflüssigkeit wurden schon nach 3 Tagen keine Holzpartikel mehr gefunden. Alle waren von den Flagellaten — hauptsächlich von *Joenia annectens* — aufgenommen worden. (Die Holzteilchen sind — gerade bei den großen Flagellaten-Arten — relativ leicht an ihrer charakteristischen, splitterförmigen Gestalt zu erkennen und werden meist durch Neutralrot besonders kräftig angefärbt).

Die Ergebnisse der schrittweisen Defaunierung der Gärkammern sind in Tab. 3 zusammengefaßt.

Tabelle 3. *K. flavicollis* — bei Nahrungsentzug

| Symbionten-Art | Beginn (Menge in Td.) | Tage Versuchsdauer 3 | 6 | 9 | 12 | 18 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Joenia annectens* | ++ (10—15) | (+) | (−) | − | − | − |
| *Foaina dogieli* | ++ (100—150) | + | (+) | (−) | (−)? | − |
| Kleine Arten | ++ (150—300) | ++ | ++ | ++ | + | + |
| Bakterien | ++ | ++ | ++ | ++ | ++ | ++ |

Wie zu erwarten war, fiel durch den Nahrungsentzug zuerst die große Art *J. annectens* aus. Nach 6 Tagen konnten nur in einigen der untersuchten Termiten noch wenige Flagellaten dieser Art gefunden werden. Sie hatten meist kaum noch Holzpartikel in ihrem Plasma.

Gegenüber *J. annectens* hielt sich die große Menge der kleinen Flagellaten-Arten relativ lange. Noch am Ende der Versuchsdauer konnten in den untersuchten restlichen Termiten neben einer normalen Menge von Bakterien viele Individuen der kleinen Arten, wie *Trimitus divergens, Opisthomitus avicularis* u. a. beobachtet werden. Auch Flagellaten der von den anderen kleinen Arten leicht unterscheidbaren Art *F. dogieli* waren mindestens am 9. Tag noch vereinzelt zu finden. (*Hexamastix termitis,* die hier nicht erfaßt wurde, verhielt sich etwa wie *F. dogieli.*)

$\beta$) bei Mangeldiät.

Die Versuchstiere vertrugen das ihnen gebotene Ersatzfutter sehr gut. Sie fraßen den Agar und zeigten in den ersten Wochen eine normale Aktivität. Nach 3 Wochen war bei etwa 50 % der Versuchstiere eine Fettkörperbildung zu beobachten. Die Abdomina begannen erst im Laufe der vierten Woche abzuflachen. Insgesamt waren nach 3 Wochen

drei Pseudergaten gestorben. Von drei weiteren Pseudergaten hatten sich einer zu einer Nymphe, die beiden anderen zu neotenischen Tieren entwickelt. In der vierten Woche waren keine Versuchstiere gestorben.

Die Befunde in den Gärkammern sind in Tab. 4 zusammengestellt.

Tabelle 4. *K. flavicollis* — bei Mangeldiät

| Symbionten-Art | Beginn (Menge in Td.) | Wochen Versuchsdauer 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Joenia annectens* | ++ (10—15) | ++ | + | (+) | – | – |
| *Foaina dogieli* | ++ (100—150) | ++ | ++ | ++ | + | + |
| Kleine Arten | ++ (150—300) | ++ | ++ | ++ | ++/+ | ++/+ |
| Bakterien | ++ | ++ | ++ | ++ | ++ | ++ |

In den Gärkammern der untersuchten Termiten befanden sich immer klein zerteilte Agar-Stücke. *J. annectens* war gegenüber dem vorhergehenden Versuch bei den meisten Termiten noch nach 3 Wochen vereinzelt zu finden. Im Zelleib dieser Flagellaten waren nur selten einige noch nicht abgebaute Holzteilchen vorhanden. Erst in der vierten Woche war diese Art völlig ausgefallen. Dagegen hielt sich *F. dogieli* (wie auch *H. termitis*), die bei dem Hunger-Versuch nach rd. 9 Tagen ausgefallen war, über den gesamten Zeitraum der Versuchsdauer, wenngleich auch die Menge der Individuen deutlich abnahm. Bei den anderen kleinen Arten war nahezu keine Abnahme der normalen Anzahl zu beobachten. Auch die Bakterien waren nach 5 Wochen Versuchsdauer in unverminderter Zahl vorhanden.

Diese Ergebnisse stehen in der Reihenfolge der Defaunierung in gewissem Einklang mit denen aus dem direkten Hunger-Versuch. Sie zeigen darüber hinaus, daß *J. annectens* zwar an die Cellulose-Nahrung gebunden ist, daß die Art aber auch unmittelbar angebotene Glucose verwerten kann. Die Art scheint jedoch auch andere Stoffe aus dem Cellulose-Abbau zu benötigen, denn nur Glucose als Nahrung genügt offensichtlich nicht. Bei *F. dogieli* (und *H. termitis*) scheint dies ebenfalls zuzutreffen, denn auch sie fiel langsam aus. Die kleinen Arten dagegen, die durch den Mangel an Cellulose nicht oder nur unwesentlich beeinflußt wurden, vermochten auch mit einer einfachen Kohlenstoffquelle wie Glucose über längere Zeit zu leben. Dies spricht dafür, daß sie auch

unter normalen Fraßbedingungen keine höheren Zucker, die bei der Cellulose-Fermentierung entstehen, in ihren Stoffwechsel aufnehmen.

Die Ergebnisse an den Bakterien lassen vermuten, daß wahrscheinlich die meisten Formen keine Cellulose-Spalter sind, da sie durch das Fehlen des Polysaccharides nicht erkennbar beeinflußt oder gar dezimiert wurden. Die Frage, inwieweit dies zutrifft, kann aus diesen wenigen Untersuchungen nicht beantwortet werden (s. dazu Abschn. 4.3.).

Verglichen mit dem Versuch unter völligen Hungerbedingungen, zeigen die aus diesen Fütterungsexperimenten gewonnenen Werte, wie erwartet, daß auch Glucose gewisse Mangelbedingungen hervorruft, die mit schwachen Hungerbedingungen vergleichbar sind. Die Reihenfolge des Ausfalls der Flagellaten ist bei beiden Versuchsgruppen die gleiche und wird durch Glucose nur zeitlich verlängert. Für diese Aussage spielt der Mangel an Proteinen während der hier angewendeten Versuchsdauer nur eine untergeordnete Rolle. Inwieweit die unteren und oberen Temperaturgrenzen der in Abschnitt 5 angewendeten Reihen ähnliche Hungerbedingungen hervorriefen, soll an späterer Stelle diskutiert werden.

b) *Heterotermes indicola*

α) bei völligem Nahrungsentzug.

Die extremen Hungerbedingungen vertrugen die Versuchstiere sehr schlecht. Abgeflachte Abdomina und träge Bewegungen ließen schon nach 4—5 Tagen eine starke Schwächung erkennen. Nur 5 Termiten überlebten 14 Tage Versuchsdauer. Frei in den Gärkammern befindliche Holzpartikel waren schon bei der ersten Untersuchung, am 3. Tag nach Versuchsbeginn, nicht mehr zu finden.

Dementsprechend trat auch die Defaunierung der Darmfauna sehr rasch ein. Die Ergebnisse sind in Tab. 5 zusammengefaßt.

Tabelle 5. *H. indicola* — bei völligem Nahrungsentzug

| Symbionten-Art | Beginn (Menge) | Tage Versuchsdauer 3 | 6 | 9 | 12 |
|---|---|---|---|---|---|
| *Pseudotrichonympha* spec. | ++ (> 600) | + | – | – | – |
| *Holomastigotoides* spec. | ++ (> 800) | ++ | + | (–) | – |
| *Spirotrichonympha* spec. | ++ (> 500) | ++ | + | (–) | – |

Von den drei in *H. indicola* lebenden Flagellaten-Arten fiel zuerst die größte Art *Pseudotrichonympha* spec. aus. Schon am dritten Tag nach Versuchsbeginn war eine deutliche Abnahme der normalen Menge erkennbar, und am 6. Tag wurden keine Individuen dieser Art mehr gefunden. Auch bei den beiden anderen Arten ließ sich schon am 3. Tag ein schwacher Rückgang der normalen Individuen-Zahl beobachten. Die noch vorhandenen Flagellaten fielen durch ihren relativ hohen Gehalt an im Zelleib eingeschlossenen Holzteilchen auf.

Am 6. Tag war die Gesamtmenge der noch vorhandenen beiden Arten so weit zurückgegangen, daß nur noch relativ wenig Flagellaten überhaupt vorhanden waren.

Die am 9. Tag vereinzelt nachgewiesenen Individuen von *Holomastigotoides* spec. und *Spirotrichonympha* spec. wurden nicht bei allen untersuchten Termiten gefunden. Am 12. Versuchstag waren die Gärkammern der restlichen Tiere nahezu völlig geschrumpft, und es konnten keine Flagellaten mehr gefunden werden.

Im Vergleich mit der schon wenige Tage nach Versuchsbeginn einsetzenden starken Schädigung der Wirtsorganismen fällt die relativ lange Überlebensdauer der Darmprotozoen von etwa einer Woche auf. Da die drei in *H. indicola* lebenden Flagellaten-Arten relativ groß sind und sich in ihrem Plasma meistens sehr viel Holz befindet, ist es denkbar, daß sie erst nach Aufbrauchen der „Holzreserven" durch den fehlenden Nachschub absterben.

*β*) bei Mangeldiät.

Wenn auch der gebotene Agar-Boden von den Versuchsgruppen gefressen wurde, zeigten die Tiere jedoch, ähnlich wie bei den Hunger-Ansätzen, schon nach wenigen Tagen Anzeichen einer Schädigung (abgeflachte Abdomina usw.). Auch hier waren etwa zwei Wochen fast alle aus den Ansätzen übrig gebliebenen Termiten gestorben. Dementsprechend trat die Defaunierung nur durchschnittlich 3 Tage später als bei dem Hunger-Versuch ein und zwar in der gleichen Reihenfolge (Tab. 6).

Tabelle 6. *H. indicola* — bei Mangeldiät

| Symbionten-Art | Beginn (Menge) | Tage Versuchsdauer 3 | 6 | 9 | 12 | 15 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Pseudotrichonympha* spec. | ++ (> 600) | + | (+) | – | + | – |
| *Holomastigotoides* spec. | ++ (> 800) | ++ | ++/+ | + | (+) | – |
| *Spirotrichonympha* spec. | ++ (> 500) | ++ | ++/+ | + | (+) | – |

Während vor allem große Individuen von *H.* spec. und *S.* spec. in geringer Zahl noch nach 12 Versuchstagen in einigen Gärkammern gefunden werden konnten, war *P.* spec. nur noch in wenigen Fällen am 9. Tag vorhanden. Sämtliche untersuchten Gärkammern waren nach 2 Wochen defauniert.

Sowohl der Versuch unter völligen Hungerbedingungen, als auch die Versuche auf Agar-Glucose lassen keine deutliche Rangordnung — wie z. B. bei den Flagellaten von *K. flavicollis* — zwischen *Holomastigotoides* und *Spirotrichonympha* erkennen. Wenn auch *Pseudotrichonympha* früher ausfiel, so kann für alle 3 Arten wahrscheinlich eine verhältnismäßig gleichrangige Bedeutung für den Wirtsorganismus angenommen werden.

c) *Reticulitermes santonensis*

α) bei völligem Nahrungsentzug.

In den ersten 6 Tagen zeigten die Versuchstiere keine besonderen Schädigungen. Während noch 3 Tage nach Versuchsbeginn freies Holz in der Gärkammerflüssigkeit gefunden werden konnte, war dies nach 6 Tagen bei der Mehrzahl der untersuchten Tiere nicht mehr zu beobachten. Erst nach dieser Zeit wurden auch die ersten toten Termiten gezählt.

Im Laufe von 2 Wochen schrumpften die Gärkammern ein. Sie waren bei den zum Schluß untersuchten Tieren nicht dicker als der übrige Enddarmteil. Dementsprechend flachten auch die Abdomina der Termiten immer mehr ab. Nach 2 Wochen waren alle Versuchstiere gestorben. Der schrittweise Vorgang der Defaunierung — in Tab. 7 zusammengefaßt — war bei *R. santonensis* durch die in ihr vorkommende große Anzahl von verschiedenen Flagellaten-Arten wesentlich deutlicher als bei den anderen Termiten-Arten ausgeprägt.

Wie aus der Tabelle entnommen werden kann, ist *Trichonympha agilis,* der wohl für den Cellulose-Abbau im Hinterdarm wichtigste Flagellat, schon 3 Tage nach Entzug von Nahrung völlig ausgefallen. Ihm folgte die große Art *Pyrsonympha major.* Beide Flagellaten-Arten fielen relativ plötzlich aus. Dies legt den Schluß nahe, daß — wie bei den Arten in *H. indicola* — ihr Ausfall von der jeweiligen Abbaugeschwindigkeit der Cellulose in den Protozoen bestimmt wird. Durch Entzug der Holznahrung fällt der Cellulosenachschub aus. Die Flagellaten gehen offensichtlich bald danach ein, wenn die in ihrem Zelleib aufgenommenen Nahrungspartikel aufgebraucht sind. Dies wird bei etwa gleicher Körpergröße der Individuen einer Art und etwa gleicher Menge der in ihrem Protoplasma vorhandenen Holzteilchen für alle Individuen nach einer gleichen Zeitspanne der Fall sein.

Tabelle 7. *R. santonensis* — bei völligem Nahrungsentzug

| Symbionten-Art | Beginn (Menge in Td.) | Tage Versuchsdauer 3 | 6 | 9 | 12 | 15 |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *Trichonympha agilis* | ++ (3—5) | — | — | — | — | |
| *Spirotrichonympha kofoidi* | ++ (3—4) | ++ | ++/+ | — | — | |
| *Pyrsonympha major* | ++ (2—3) | ++ | — | — | — | |
| *Dinenympha gracilis* | ++ (> 6) | ++ | + | — | — | Alle Versuchstiere tot |
| *D. fimbriata* | ++ (3—6) | ++ | + | — | — | |
| *Holomastigotes elongatum* | ++ (?) | ++/+ | ++ | + | — | |
| *Trichomonas trypanoides* | ++ (?) | ++ | ++ | + | — | |
| *Monocercomonas* spec. | ++ (?) | ++ | ++ | ++/+ | (+) | |
| Bakterien | ++ | ++ | ++ | ++ | ++ | |

Drei Tage nach dem Ausfall von *P. major* begannen die beiden *Dinenympha*-Arten und *S. kofoidi* mengenmäßig abzunehmen. Die bei *Trichonympha* und *Pyrsonympha* vermutete Erklärung für den relativ plötzlichen Ausfall kann auch bei *Spirotrichonympha* angenommen werden.

Bei *Holomastigotes elongatum,* die in Arbeitern von *R. santonensis* nicht sehr häufig ist, fiel die lange Überlebensdauer von über 9 Tagen auf. Dies dürfte durch die osmotrophe Ernährungsweise bedingt sein.

Am längsten blieben die beiden kleinen Arten *Trichomonas trypanoides* und *Monocercomonas* spec. übrig, die ihren Nährstoffbedarf aus dem sie umgebenden flüssigen Milieu decken. Dies konnte auch bei vielen anderen Untersuchungen an Termiten, die irgendwie geschädigt waren, beobachtet werden. Diese Arten vermögen durch ihre wahrscheinlich rein kommensalische Lebensweise keinen fördernden oder lebenserhaltenden Einfluß auf den Wirtsorganismus auszuüben.

Offensichtlich gilt dies auch für viele Bakterienformen, die bis zu Versuchsende in den untersuchten Gärkammern sehr häufig waren (s. auch Abschn. 4.3.).

*β*) bei Mangeldiät.

Sowohl die in flüssiger Form gebotene Glucose als auch die Agar-Böden mit Glucose wurden von den Versuchstieren aufgenommen. Die Tiere waren in den ersten zwei Wochen normal aktiv (sie bauten z. B. kurze Galerien mit Sand) und machten keinen besonders geschädigten Eindruck. Erst nach zwei Wochen wurden die ersten toten Termiten gezählt. Die Versuchstiere lebten also z. T. doppelt so lange wie bei dem Experiment unter völligen Hungerbedingungen. Die Überlebensdauer einiger Arten der Darmprotozoen war im Gegensatz zu den Wirtsorganismen jedoch nur um einige Tage verlängert (Tab. 8).

Allgemein zeigen die Ergebnisse, daß nicht nur die Lebensdauer der Wirtsorganismen durch Verfütterung einer einfachen Kohlenstoffquelle wie Glucose verlängert wird, sondern daß auch ihre Symbionten von der Glucose profitieren. Es kann ausgeschlossen werden, daß der Agar als Kohlenstoffquelle benutzt wird, da sich, wie auch bei *K. flavicollis* und *H. indicola*, keine Unterschiede in den Ergebnissen zwischen der in löslicher Form gegebenen und der in Agar gebundenen Glucose ergaben.

Während *T. agilis* wie bei dem Hunger-Ansatz schon drei Tage nach Versuchsbeginn völlig ausgefallen war, lebten *S. kofoidi, H. elongatum, P. major* und die beiden *Dinenympha*-Arten durchschnittlich um die doppelte Zeit länger als bei dem Hungerversuch. Auch *T. trypanoides* wurde nach rd. vier Wochen noch vereinzelt gefunden. Bei *M.* spec. und anfangs auch bei den Bakterien war sogar eine gewisse Vermehrung zu beobachten. Die Reihenfolge der nacheinander ausfallenden Protozoen-Arten war die gleiche wie bei dem zuvor beschriebenen Versuch.

Wie aus diesen Befunden zu entnehmen ist, verhielt sich *T. agilis* anders als die übrigen Arten, da sie auch bei gebotener Glucose sehr rasch ausfiel. Es muß in Betracht gezogen werden, daß diese Art überhaupt sehr empfindlich gegenüber störenden Einflüssen ist und sehr schnell absterben kann. Dies zeigen z. B. die Defaunierungsversuche mit erhöhter Temperatur, bei denen *T. agilis* auch zuerst ausfiel.

Wenngleich die bei den beiden Versuchsgruppen erfolgte schrittweise Defaunierung keine erschöpfende Aussage über die Bedeutung der einzelnen Arten für den Wirt zuläßt, so können aus den Ergebnissen dennoch gewisse Rückschlüsse auf die Empfindlichkeit der verschiedenen Symbionten gegenüber Hungerbedingungen gezogen werden. Der Einfluß auf die Defaunierung durch fehlende Cellulose ist nicht nur bei dem Versuch unter völligem Nahrungsentzug, sondern auch bei einem mehr

Tabelle 8. *R. santonensis* — bei Mangeldiät

| Symbionten-Art | Beginn (Menge in Td.) | Tage Versuchsdauer | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | 3 | 6 | 9 | 12 | 15 | 18 | 21 | 24 | 27 | 30 | 37 |
| *T. agilis* | ++ (3—5) | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *S. kofoidi* | ++ (3—4) | ++ | ++ | ++/+ | ++/+ | – | – | – | – | – | – | – |
| *P. major* | ++ (2—3) | ++ | + | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *D. gracilis* | ++ (> 6) | ++ | ++ | + | + | – | – | – | – | – | – | – |
| *D. fimbriata* | ++ (3—6) | ++ | ++ | ++ | + | – | – | – | – | – | – | – |
| *H. elongatum* | ++ (?) | ++ | ++ | ++/+ | (+) | (–) | (+) | – | – | – | – | – |
| *T. trypanoides* | ++ (?) | ++ | ++ | ++ | ++/+ | + | + | (–) | (–) | (–) | – | – |
| *M.* spec. | ++ (?) | ++ | ++ | ++ | ++ | + | + | ++/+ | ++ | ++/+ | ++/+ | ++/+ |
| Bakterien | ++ | ++ | ++/∞ | ++/∞ | ++/∞ | ++/∞ | ++/∞ | ++ | ++ | ++ | ++ | ++ |

oder weniger schwachen Hungern, wie bei den Versuchen mit Mangeldiät erkennbar. Inwieweit für die Darmfauna von *R. santonensis* ähnliche Bedingungen bei den höchsten oder niedrigsten Temperaturbereichen in den Versuchen (Abschn. 5.7.) herrschen, soll später behandelt werden.

### 4.3. Versuche zur Kultivierung cellulose-abbauender Bakterien der Termiten-Gärkammer

Auf die noch immer nicht völlig geklärte Frage nach der Bedeutung der im Termiten-Hinterdarm mit den Protozoen vergesellschafteten Bakterien wurde schon anfangs eingegangen.

Gerade bei holzfressenden Termiten, die in ihrem Hinterdarm keine Protozoen, sondern nur eine sehr große Zahl von Bakterien beherbergen, kann mit hoher Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß diese Bakterien zumindest einen Teil der celluloseabbauenden Enzyme produzieren. Einen Beweis hierfür lieferten, wie schon erwähnt, u. a. J. N. Misra und V. Ranganathan (1954), indem sie aus *Odontotermes obesus* (Rambur) cellulosespaltende Bakterien isolierten. Auch E. Baldacci und O. Verona (1940) beschrieben Versuche zur Züchtung cellulaseliefernder Bakterien von *Reticulitermes lucifugus* und *Kalotermes flavicollis*. Wegen der dennoch oft widersprüchlichen Angaben über die Bedeutung der Bakterien für die Termiten erschien es nötig, einige Kultivierungsversuche anzustellen.

Zunächst mußte eine geeignete Nährlösung gefunden werden, in der sich holzabbauende Bakterien entwickeln können. Als „Modell"-Versuchstiere standen die beiden *Nasutitermes*-Arten mit ihrer außerordentlich großen Menge im Hinterdarm lebender stäbchenförmiger Bakterien zur Verfügung. Bei diesen Arten war bei geeignetem Substrat eine Kultivierung ihrer zweifelsohne cellulosespaltenden Bakterien in vitro zu erwarten.

Es wurden zwei Kulturlösungen erprobt, wovon die eine (BR) nach Angaben von T. D. Beckwith u. E. J. Rose (1929) zusammengestellt worden war. Sie bestand aus: 1 g $K_2HPO_4$, 1 g $MgSO_4$, 1 g $Na_2CO_3$, 2 g $(NH_4)_2SO_4$ und 2 g $CaCO_3$, gelöst in einem Liter Aqua dest.

Eine zweite Kulturlösung (BA) hatte folgende Zusammensetzung: 0,5 g $MgSO_4$, 0,5 g KCl, 0,5 g $FeSO_4$, 2,5 g $(NH_4)_2HPO_4$, eine Spur Hefeextrakt, gelöst in einem Liter Aqua dest.

Die Salze beider Lösungen wurden nacheinander in dem Wasser gelöst, die jeweilige Lösung zu je 10 ml auf Reagenzgläser abgefüllt und im Autoklaven eine halbe Stunde bei 120° C sterilisiert. Zuvor wurden jedem Röhrchen als Cellulosequelle ein Streifchen chemisch reinen Filtrierpapiers (Schleicher & Schüll) von 5 cm Länge und 0,5 cm Breite beigegeben.

Die Präparation der Termiten und die Beimpfung der Röhrchen mußte unter möglichst sterilen Bedingungen durchgeführt werden, damit keine Fremdinfektion durch Bakterien eintreten konnte, die an der Körperwand der Termiten haften.

Die Termiten wurden daher vor der Präparation in Anlehnung an die Methode von T. D. Beckwith u. E. J. Rose (1929) geweils 30—45 sec. in Jod-Jodkalilösung getan. Nach kurzem Abspülen in stetig erneuerter, steriler und in einer geschlossenen Schale aufbewahrten Lösung BR (oder BA), wurde die Gärkammer und der Enddarmteil mit einer frisch geglühten Pinzette unter einer großen (mit Alkohol laufend ausgewaschenen) Glasschale aus dem Abdomen gezogen. Mit zwei ebenfalls frisch geglühten Nadeln erfolgte auf einem abgeflammten Hohlschliff-Objektträger (unter der Schale) möglichst rasch ihre Öffnung. Sodann wurde ein steriles Röhrchen, auf das der Objektträger mit der geöffneten Gärkammer gehalten wurde, durch kurzes Umkippen beimpft (pro Röhrchen eine Gärkammer).

Da Kulturen sowohl unter aeroben als auch anaeroben Bedingungen angesetzt werden sollten, wurde ein Teil der beimpften Lösungen mit reinem Paraffin-Öl (etwa 1 cm hoch) überschichtet, das zuvor 24 Stunden bei 100° C aufbewahrt und danach ebenfalls im Autoklaven sterilisiert worden war. Sämtliche Ansätze wurden bei 28° C aufbewahrt.

Es wurden von jeder *Nasutitermes*-Art je fünf aerobe und fünf anaerobe Ansätze mit beiden Lösungen hergestellt (mit insgesamt 20 unbeimpften Kontrollen also 60 Röhrchen) und zum ersten Mal nach vier Wochen überprüft.

Bei dieser Erstuntersuchung wurden nur wenig Röhrchen mit stärkerer Entwicklung cellulosespaltender Bakterien registriert (Oberfläche des Papiers aufgerauht, keine glatten Schnittkanten, Papier zusammengesunken, trübe Lösung). Dennoch war zu erkennen, daß sich die Bakterien von *N. peruanus* deutlich besser in den Kulturlösungen entwickelt hatten als die von *N. nigriceps*. So war von *N. nigriceps* nur in einem anaeroben Ansatz mit der Lösung BA das Filtrierpapier stärker angegriffen, während sich vier Kulturen von *N. peruanus* gut entwickelt hatten (2 in BA anaerob, 1 in BR anaerob und 1 in BA aerob). In allen anderen Röhrchen war der Befall noch sehr schwach, oft noch nicht erkennbar.

Nach weiteren sechs Wochen jedoch waren in 16 Ansätzen die Papierstreifen stark zerstört, manche davon schon völlig zerfallen. Dies war hauptsächlich in den Röhrchen mit den Gärkammer-Inhalten von *N. peruanus* zu finden, und zwar bei zwei anaeroben und vier aeroben Ansätzen in der Lösung BR, weiter bei vieren unter anaeroben und einem unter aeroben Bedingungen in der Lösung BA.

Die Bakterien von *N. nigriceps* hatten sich am besten in der Lösung BA (aerob und anaerob) vermehrt. Die Papierstreifchen aller Kontrollen blieben völlig unverändert und die Lösungen klar.

In allen angegangenen Kulturen befanden sich kurze stäbchenartige Bakterien (die vor allem um Cellulosefasern gehäuft waren) (Abb. 21).

Es konnten mit Erfolg erste und zweite Subkulturen angesetzt werden, die sich jeweils innerhalb von rd. vier Wochen entwickelten.

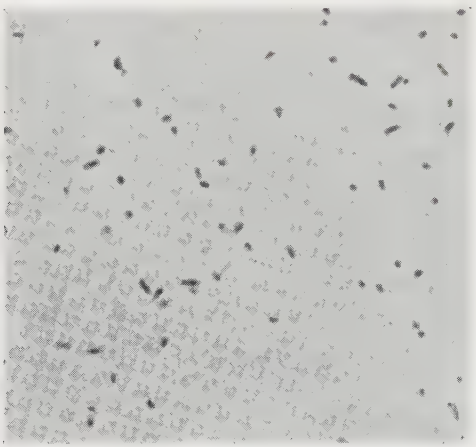


Abb. 21. In vitro gehaltene Bakterien von *Nasutitermes peruanus* (Phasenkontrast, 1 000 ×).

Damit war also keine deutliche Bevorzugung einer der beiden Kulturlösungen, aber auch aerober oder anaerober Bedingungen zu erkennen. Die angegangenen Kulturen können als ein Nachweis für die cellulolytische Fähigkeit der Bakterien in den beiden *Nasutitermes*-Arten gesehen werden.

Nach der gleichen Methode wie bei den *Nasutitermes*-Arten wurde versucht, Bakterien-Kulturen von *R. santonensis* zu erhalten.

Es wurden je 20 Röhrchen mit den Lösungen BA und BR mit den Gärkammer-Inhalten von Arbeitern dieser Termiten-Art beimpft und je zehn Ansätze von jeder Lösung mit Paraffin-Öl überschichtet. Die insgesamt 50 Röhrchen (10 Kontrollen) wurden ebenfalls bei 28° C aufbewahrt, da nach G. Becker (1967) die Fraßtätigkeit von *R. santonensis* (aus 26 ° C) bei dieser Temperatur am stärksten ist und somit auch eine günstige Entwicklung von etwa vorhandenen cellulosespaltenden Bakterien zu erwarten war.

In den beimpften Lösungen konnte zunächst lange keine deutliche Entwicklung von Bakterien gefunden werden. Erst nach sechs Wochen waren in einigen Röhrchen die Filtrierpapiere schwach angegriffen. Ebenso wie bei den Bakterien-Kulturen von *Nasutitermes* war keine deutlich ausgeprägte Bevorzugung einer der beiden Kulturlösungen oder aerober und anaerober Bedingungen erkennbar. (Bei den anaeroben Ansätzen genügten den Bakterien offensichtlich die Ammonium-Salze als Stickstoffquelle, während sie sonst nach S. Ergene (1949) in der Lage sind, auch Luft-Stickstoff zu binden).

Auch im Laufe von weiteren vier Wochen trat nur in den zunächst schwach entwickelten Kulturen eine stärkere Vermehrung der Bakterien ein. Hier waren dann die Papierstreifchen z. T. so stark angegriffen, daß sie sich entweder völlig aufgelöst hatten oder zusammengesunken waren (Kontrollen unverändert) (Abb. 22).

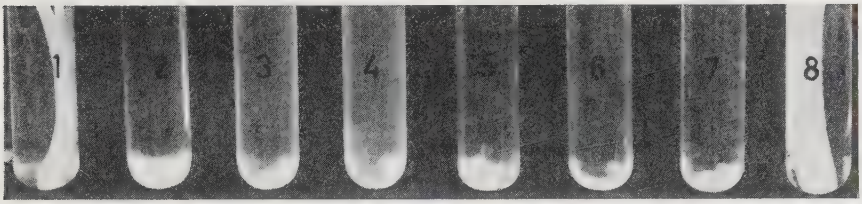



Abb. 22. Bakterien-Kulturen aus *Reticulitermes santonensis* in Lösung BA (weißer Bodensatz bzw. Streifen sind abgebaute bzw. nicht angegriffene Streifen Filtrierpapier).
1 = Kontrolle aerob; 8 = Kontrolle anaerob; 4 = Kultur aus *R. santonensis* aerob; 5 = anaerob. — Dazu zum Vergleich: 2 = Kultur aus *Nasutitermes nigriceps* aerob; 6 = anaerob; 3 = Kultur aus *Nasutitermes peruanus* aerob; 7 = anaerob.

Die Ergebnisse sind in Tab. 9 zusammengefaßt.

Tabelle 9

| Kulturlösung | Bedingungen | angegangene Kulturen: Anzahl | angegangene Kulturen: Stärke |
|---|---|---|---|
| BR | aerob | 5 | ++, +, +, (+), (+) |
| | anaerob | 2 | ++, (+) |
| BA | aerob | 1 | + |
| | anaerob | 6 | ++, ++, ++, +, +, (+) |

Insgesamt hatten sich also in 14 von 40 (rd. 30 %) beimpften Ansätzen Kulturen celluloseabbauender Bakterien entwickelt. In allen Fällen waren es coccenartige Formen, die, wie bei den Kulturen von *Nasutitermes*-Bakterien, hauptsächlich um und in teilweise aufgelösten Cellulose-Fasern verteilt waren.

Abb. 23 zeigt Teile von Cellulose-Fasern eines weitgehend aufgelösten Filtrierpapiers, zwischen denen große Mengen von Bakterien zu erkennen sind.

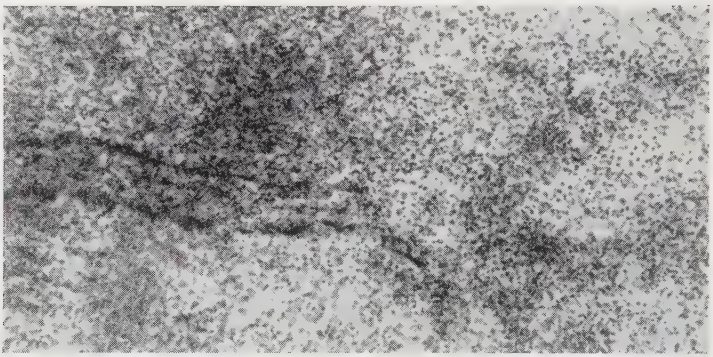


Abb. 23. Bakterien von *Reticulitermes santonensis* zwischen Cellulosefasern eines weitgehend aufgelösten Filtrierpapiers — in vitro (Phasenkontrast, 320 ×).

Ebenso wie bei den Kulturen der Bakterien von *Nasutitermes*, konnten auch von diesen coccenartigen Bakterien erste und zweite Subkulturen angesetzt werden (aus Zeitmangel konnten keine weiteren Überimpfungen durchgeführt werden), die ebenfalls eine lange Zeit zur Entwicklung brauchten.

Der langsame Abbau der Cellulose in den Kulturen legt die Vermutung nahe, daß die Bakterien vor allem bei Termiten, in deren Hinterdarm außerdem Protozoen leben, nur eine untergeordnete, wenn auch nicht zu unterschätzende Rolle für den Termiten-Wirt zu spielen scheinen. Die enzymatische Hydrolyse von Cellulose, die nach M. Katz und E. T. Reese (1968) (vor allem bei zellfreien Präparationen) relativ lange dauern soll, erfordert daher bei holzfressenden Termiten offensichtlich entweder eine außerordentlich große Zahl von Bakterien (wie z. B. bei *Nasutitermes*-Arten) oder zusätzliche Cellulase-Lieferanten (Protozoen, eigene Produktion). Dabei wird gerade beim Vorhandensein von symbiontischen Protozoen deren Produktion cellulosespaltender Enzyme die der außerdem in der Gärkammer lebenden Bakterien übertreffen.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Rolf Mannesmann
1 Berlin 61, Moritzstr. 7

(Aus der Bundesanstalt für Materialprüfung, Berlin-Dahlem,
Fachgruppe „Biologische Materialprüfung",
und dem Institut für Angewandte Zoologie
der Freien Universität Berlin)

# Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der Temperatur auf die Darm-Symbionten von Termiten und über die regulatorischen Mechanismen bei der Symbiose

Von Rolf Mannesmann

(Mit 54 Abbildungen)

**2. Teil***

## 5. Untersuchungen über die Temperaturverträglichkeit der Symbionten

### 5.1. Allgemeines

In den folgenden Untersuchungen wurden Versuchsgruppen der in Abschnitt 3 genannten Termiten-Arten (außer den *Nasutitermes*-Arten) Temperaturbereichen ausgesetzt, die etwa im Rahmen durchschnittlicher Jahresschwankungen der einzelnen Biotope liegen, um die Abhängigkeit der Zusammensetzung der Darmfauna bei mehrere Wochen andauernden, gleichbleibenden Temperaturen zu untersuchen.

Es ist bekannt, daß z. B. bei der Symbiose zwischen den Larven von *Potosia* und celluloseabbauenden Bakterien enge Beziehungen zwischen dem Temperaturoptimum des Wirtes und dem der Symbionten bestehen. Beide Partner gedeihen am besten bei 33—37° C. Ebenso liegen die Temperaturoptima sowohl für *Oryctes* als auch für seine Symbionten bei 23° C (P. Buchner, 1960), um nur zwei von vielen Beispielen zu nennen (s. S. 403, 1. Teil).

Andererseits kennt man Lebensgemeinschaften, bei denen die Temperaturansprüche beider Partner verschieden sind. So sind z. B. tiefe Temperaturen für die Larven des Schmetterlings *Earias fabia* ungünstig, während sich bei denselben Temperaturen ihr Parasit *Microbracon greeni lefroyi* (Hymenoptera) gut entwickelt (T. Ahmad und Ghulamullah, 1941).

* Der erste Teil der Arbeit erschien in: Zeitschrift für Angewandte Zoologie, Jg. 56, Heft 4.

Bei der Vielzahl verschiedenster Flagellaten-Arten, die meist in einer Termitenart gefunden werden, war es denkbar, daß für beide zuvor genannten Gegensätze Beispiele vorliegen könnten. Entsprechend wurden die in den Versuchen hierzu verwendeten Termiten mehrere Wochen den Temperaturen 18°, 22°, 26°, 30° und 32° C ausgesetzt (*K. flavicollis* statt in 32° C in 34° C, *H. indicola* zusätzlich in 34° C). Solche konstanten Dauertemperaturen werden zwar unter natürlichen Gegebenheiten nur selten vorkommen, sie ermöglichen aber erst eine sichere Beurteilung der Temperaturabhängigkeit der Darm-Flagellaten.

Die Temperaturbereiche wurden so ausgewählt, daß die einzelnen Termiten-Arten jeweils die höchsten und niedrigsten Stufen gerade noch „gut" vertrugen, wodurch ein Einfluß auf die Symbionten durch etwaige Schädigungen des Wirtsorganismus möglichst ausgeschlossen werden sollte.

Nach bestimmten Zeitabständen kam von jeder Versuchsgruppe eine Anzahl von Gärkammer-Inhalten zur Untersuchung, deren Protozoen-Menge, soweit möglich nach Arten getrennt, gezählt wurde.

## 5.2. Methodik der Versuchsausführung

— Temperaturstufen

Für 18°, 22°, 26° und 30° C standen Klimaräume, für 32° und 34° C Thermostaten zur Verfügung. Die Temperaturschwankungen betrugen durchschnittlich nicht mehr als ± 0,2° ... 0,3° C. Die einzelnen Temperaturen wurden mit geeichten Thermometern laufend an den Stellen kontrolliert, an denen die Versuchsgefäße standen. Die Gefäße befanden sich entweder in stark gedämpftem, indirektem Licht oder wurden völlig dunkel gehalten.

Eine gesättigte Luftfeuchtigkeit, die mit Ausnahme von *K. flavicollis* für die Haltung der benutzten Termiten-Arten unentbehrlich ist (s. u. a. G. Becker, 1948, 1965 d, E. Ernst, 1957), war durch nicht luftdicht verschlossene Gefäße von 9 cm Durchmesser und 9 cm Höhe, deren Boden mit Wasser bedeckt war (bei *K. flavicollis* mit gesättigter $K_2SO_4$-Lösung), gewährleistet. Hierin standen je 2—4 mit fein durchlöchertem Deckel verschlossene Polystyrol-Tuben (⌀ 3 cm, h 6 cm), in denen sich die Versuchsgruppen befanden.

— Ansätze der Versuchsgruppen

Die Grundvoraussetzung in den Versuchen war, den Termiten möglichst günstige Lebensbedingungen zu bieten. So wurde darauf geachtet, daß jede Versuchsgruppe — soweit genügend Tiere zur Verfügung standen — groß genug war, um die Termiten während der Versuchszeit möglichst keinen störenden Einflüssen auszusetzen, die durch eine zu kleine Individuen-Zahl hervorgerufen werden können (u. a. nach P. P. Grassé u. R. Chauvin, 1944). Im allgemeinen bestand jeder Versuchsansatz aus 30—60 Individuen (Seine jeweils genaue Größe ist bei der Behandlung der einzelnen Termiten-Arten angegeben.). Jeder Gruppe wurde außer den für die eigentlichen Gärkammer-Untersuchungen benötigten, gleich großen, ausgewachsenen Arbeitern oder

(bei *K. flavicollis* und *Z. angusticollis*) Pseudergaten einige (in der Regel 1—10) Soldaten und/oder Nymphen beigegeben (nach F. J. Gay et al., 1955, G. Becker, 1961).

Bei allen Termitenarten wurden für jede Temperaturstufe fünf gleich große Gruppen unter gleichen Bedingungen nebeneinander eingesetzt, so daß durchschnittlich für jede Art 750—1 500 Individuen (bei *Z. angusticollis* und *R. speratus var. speratus* weniger) für einen Temperatur-Versuch gebraucht wurden.

Die meisten Arten der Familien Termopsidae und Rhinotermitidae benötigten neben Futterholz eine genügende Menge feuchten Erdmaterials, das ihnen u. a. zum Bauen von Gängen und Galerien dient (G. Becker, 1962 a und 1965 f). Deshalb war jeder der Tuben, in denen die einzelnen Gruppen lebten, rd. 2—2,5 cm hoch mit Lauberde gefüllt, die zuvor im Autoklaven sterilisiert, bei 105° C gedarrt und zu 50 % ihres Trockengewichtes wieder mit Wasser angefeuchtet worden war. Diese Erdfeuchtigkeit, die auch eine hohe Luftfeuchtigkeit des freien Tuben-Raumes garantierte, ist nach G. Becker (1965 d, f, 1967) für die benutzten Arten optimal. Soweit erforderlich, wurde im Laufe längerer Versuchszeiten das Erdmaterial nachgefeuchtet.

Für die Art *K. flavicollis*, die auch in der Natur nicht in der Erde lebt, genügte dagegen das Futterholz, in das die Tiere bald Fraßgänge bauten. Es wurde bei *K. flavicollis* auf 30 % und bei den anderen Arten auf 50 % seines Trockengewichtes angefeuchtet (G. Becker, 1967).

Bei *K. flavicollis* bestand das Futterholz aus drei jeweils rd. 2 mm starken, übereinander gelegten, quadratischen Plättchen von 2 cm Kantenlänge, damit sich die Termiten, ohne daß das Holz gespalten werden mußte, leichter zählen ließen.

Die Futterholz-Klötzchen für die anderen Termiten-Arten hatten eine Größe von 2,5 cm × 1,5 cm × 1,2 cm. Geeignete und möglichst optimale Fraßbedingungen waren durch die Verfütterung zweier verschiedener Holzstücke, die den Tieren zur Wahl standen, geboten. Eines der Klötzchen (bei *K. flavicollis* zwei der Plättchen) bestand aus unbehandeltem, das andere aus Kiefern-Splintholz (*Pinus sylvestris* L.), das bis zu einem Gewichtsverlust von 5—10 % von Basidiomyceten abgebaut war. Entsprechend den bevorzugten Pilzen (G. Becker, 1965 a) bekamen die Tiere Holz, das von *Lenzites trabea* (Pers.) (*K. flavicollis*), *Coniophora cerebella* (Pers.) oder *Merulius lacrimans* (Wulf.) (alle anderen Termiten-Arten) abgebaut war.

Die Holzstückchen wurden hochkant, mit einer Seite unmittelbar an der Tubenwand anliegend, halb in die Erde gesteckt, so daß die Versuchstiere, die meist auf dem Boden und an der Tubenwand bis zum Futterholz ein reich verzweigtes Gangsystem bauten, beobachtet werden konnten, ohne gestört zu werden.

Die so vorbereiteten und mit den Versuchstieren bestückten Gefäße wurden zunächst mindestens zwei Tage in der Temperatur belassen, in der die Termiten vorher lebten. So konnten sich die Tiere an ihre neue Umgebung ohne schädigende Temperatureinflüsse gewöhnen. Meist entwickelten sie schon nach einem Tag eine starke Bautätigkeit.

Zum Vermeiden von Schockwirkungen (H. Precht, J. Christopherson u. H. Hensel, 1955) wurden die einzelnen Tiergruppen langsam an die Temperaturbereiche gewöhnt, unter denen sie in den Versuchen gehalten werden sollten. Dies geschah im Verlauf einer Woche durch sukzessives Überführen der Gruppen in immer höhere (oder tiefere) Temperaturstufen. Meist vier Wochen da-

nach wurde die erste Untersuchung durchgeführt; weitere folgten im allgemeinen im Abstand von 4 Wochen. Nach den ersten 4 Wochen (mit Überführungszeit 5 Wochen) konnten nach G. SCHULTZE-DEWITZ (1965) schon brauchbare Ergebnisse erwartet werden.

— Untersuchung der Gärkammern

Eine möglichst genaue Beurteilung der nach Arten getrennten, mengenmäßigen Verteilung der Darmsymbionten erforderte eine Methode, mit Hilfe derer man die Protozoen zählen kann. Es wurden hierzu viele Wege erprobt, wovon sich der im folgenden beschriebene Arbeitsgang mit anschließender Zählung und Umrechnung als am geeignetsten erwiesen hatte.

Nacheinander kamen von jeder der fünf parallelen Versuchsgruppen einer Temperaturstufe je drei gleich große Arbeiter (oder Pseudergaten) zusammen zur Untersuchung. Sie wurden dem Versuchsgefäß unmittelbar vor jeder Untersuchung entnommen. Dabei wurde, soweit möglich, vermieden, das von der Tiergruppe gebaute Gangsystem zu zerstören.

Zur Ermittlung des durchschnittlichen Gewichtes der Tiere wurden meist 15 oder 20 gleich große Individuen aus dem gleichen Tubus gewogen.

Ein kleines, gleichzeitig vorbereitetes Gefäß sollte die anschließend aus den drei Termiten herauspräparierten Gärkammer-Inhalte aufnehmen.

Dieses Gefäß bestand aus einem runden Plastik-Hütchen von 1 cm ⌀, 1 cm Tiefe und 0,4 ml Fassungsvermögen, das mit einem weichen Gummischeibchen von gleich großem Durchmesser abgedeckt werden konnte. Eine größere Petrischale, deren Boden mit Wasser bedeckt war und in der das Plastik-Hütchen in einer ringförmigen Halterung aufbewahrt wurde (Abb. 24), diente als feuchte Kammer, wodurch Gewichtsverluste durch Verdampfen während der Arbeitsgänge vermieden werden konnte.

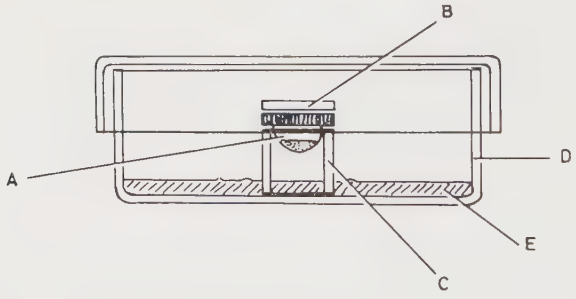



Abb. 24. Feuchte Kammer zur Aufbewahrung der zu untersuchenden Lösung mit den Mikroorganismen. A = Plastikhütchen mit Lösung und Mikroorganismen, B = Gummideckel, C = Glasring, D = Petrischale als feuchte Kammer, E = Wasser.

In ein solches zuvor gewogenes Plastik-Hütchen wurden bei Untersuchungen mit *Zootermopsis* 0,17 ml, mit *Kalotermes* 0,14 ml, mit *Reticulitermes* 0,06 ml und mit *Heterotermes* und *Coptotermes* 0,04 ml einer Salzlösung „IV" (s. unten) einpipettiert, die mit dem Vitalfarbstoff Neutralrot (zu 10 ml Lösung 0,5 ml 1%ige, wäßrige Neutralrot-Lösung) versetzt worden war. Zur Minderung der großen Bewegungsaktivität der kleineren Flagellaten-Arten von *K. flavicollis*, die eine genaue Bestimmung und eine rasche Zählung erschwerte, mußte zu der einpipettierten Lösung 0,03 ml 50%iger Alkohol zugegeben werden.

Von vielen erprobten Salzlösungen erwies sich für die Untersuchung von Termiten-Flagellaten die als „IV" bezeichnete Lösung am günstigsten. Sie bestand aus NaCl (0,80 g), KCl (0,02 g), $CaCl_2$ (0,02 g), $NaHCO_3$ (0,01 g), gelöst in 100 ml Aqua bidest. und wurde im Autoklaven sterilisiert. Unter anaeroben Bedingungen blieben in ihr in mehreren Fällen große Flagellaten von *K. flavicollis* bis zu 2 Wochen und von *R. santonensis* bis zu 6 Tagen am Leben. Außerdem blieb die natürliche Körperform und Bewegungsweise der Protozoen gut erhalten.

Nach einer zweiten Wägung zum Feststellen des Gewichtes der einpipettierten Lösung erfolgte die Präparation der drei zu untersuchenden Termiten. Mit einer kleinen Stahlfeder-Pinzette wurde jedes Tier zwischen Kopf und Thorax festgehalten. Mit einer spitzen Pinzette ließ sich nun der Darm mit dem letzten Abdominalsegment herausziehen. Dieses wurde ebenso wie der Mitteldarm abgeschnitten. Wie in vorausgegangenen Untersuchungen festgestellt worden war, befanden sich außer in der Gärkammer auch in dem anschließenden Enddarm-Abschnitt fast immer Flagellaten, so daß auch dieser Teil für die Zählung mitverwendet werden mußte.

Das herauspräparierte Darmstück wurde sofort in das bereitstehende Hütchen mit der Lösung gegeben. Nachdem das Gärkammer- und Enddarm-Gewicht festgestellt worden war, wurden beide unter einer Lupe mit zwei skalpellartig zugefeilten Präpariernadeln geöffnet. Die Mikroorganismen wurden in der Lösung durch vorsichtiges Aufblasen von Luft mit einer Pipette gleichmäßig verteilt.

Zur sofort anschließenden Zählung der Flagellaten diente eine zweiteilige Zählkammer nach Bürker u. Türk (Gesamtzählfläche $2 \times 5{,}76$ mm², unterteilt in $2 \times 9$ Quadrate von je 0,64 mm², diese wieder unterteilt in je 16 Quadrate von 0,04 mm², Abstand vom Deckglas zur Zählfläche 0,1 mm).

Nachdem beide Zählbereiche mittels einer kleinen Pipette mit der mikroorganismenhaltigen Lösung beschickt worden waren, erfolgte bei beiden die Auszählung der Flagellaten unter dem Mikroskop bei Phasenkontrast-Einstellung nach der Methode von W. Pschyrembel (1964/68).

— Auswertung

Bei der Auswertung des Zahlenmaterials sollte die durchschnittliche Anzahl jeder Flagellaten-Art in einer Gärkammer und dem anschließenden Enddarmteil errechnet werden. Bezeichnet man die gesuchte Menge der Individuen einer Flagellaten-Art in einer Gärkammer mit $X_F$, das Gesamtvolumen der drei Gärkammern und der Lösung mit G (in ml), die in einem Teil der Zählkammer gezählte Flagellaten-Anzahl mit n und das Volumen dieses Zählbereiches mit V (in ml), so errechnet sich $X_F$ nach der Formel:

$$X_F = \frac{G \cdot n}{V \cdot 3} = \begin{array}{l}\text{durchschnittliche Anzahl der Individuen einer Flagellaten-Art in einer} \\ \text{Gärkammer (+ Enddarm-Teil)}\end{array}$$

Dabei wurde angenommen, daß ein $\mu$l des Volumens G ein mg wiegt. Diese durch den Arbeitsgang bedingte und für die Gesamtberechnung notwendige Annahme schließt eine Fehlerquelle ein, indem nämlich das spezifische Gewicht von Lösung und Gärkammer-Flüssigkeit (mit Mikroorganismen) gleich dem von Wasser gesetzt wird. Da dieser Fehler bei allen Berechnungen mit einging und sich außerdem kleinere Änderungen von G (im Bereich von 0,1 bis 0,5 $\mu$l) in dem Rechenvorgang nur in geringfügigen Verschiebungen der Zahl $X_F$ auswirken, wurde dieser Fehler vernachlässigt.

Eine weitere Fehlerquelle bestand darin, daß die Gärkammer- und Enddarmwand in die Gewichts- (bzw. Volumen-)Bestimmung mit einging. Ein Entfernen dieser Teile aus der sehr geringen Lösungsmenge hätte jedoch durch die ihnen anhaftende Flüssigkeit einen wesentlich größeren Fehler zur Folge gehabt. Wie sich aus vielen vorausgegangenen Untersuchungen ergeben hatte, war der Gewichtsanteil der Gärkammer- und Enddarmwand so klein, daß es für das Gesamtergebnis günstiger war, diese Teile mitzuwiegen.

Durch die Auszählung beider Teile der Zählkammer wurden für jeweils 3 Gärkammern 2 $X_F$-Werte ermittelt. Da von jeder der 5 parallelen Ansätze aus einer Temperaturstufe 3 Termiten zur Untersuchung kamen, konnten also von insgesamt ($5 \times 3 =$) 15 Termiten ($2 \times 5 =$) 10 $X_F$-Werte für jede gezählte Flagellaten-Art errechnet werden. Durch Mittelwertsbildung errechnet sich aus diesen 10 Werten jeweils ein Punkt für jede Temperaturstufe. Das anfallende Zahlenmaterial wurde, soweit erforderlich, durch eine Fehlerrechnung abgesichert.

— Überwachung der Versuchsgruppen

Für die Beurteilung von Veränderungen der Faunenkombination durch Temperatureinflüsse war auch eine geeignete Überwachung der Wirtstiere nötig. In Voruntersuchungen war festgestellt worden, daß geringfügige Störungen einer Termiten-Gruppe, hervorgerufen z. B. durch vorübergehende Entnahme des Futterholzes oder durch Zerstören des gebauten Gangsystems und durch das erneute Einsetzen der Tiere in ungewohnte Umgebung, eine, wenn auch nicht immer starke, Änderung der mengenmäßigen Zusammensetzung des Symbionten-Bestandes zur Folge hatten, die sich nur langsam wieder einregulierte. Aus diesem Grund durften die Termiten-Gruppen bei Entnahme von Individuen, soweit möglich, nicht gestört werden. Deshalb wurde auch auf ein Wiegen der in das Gangsystem eingebauten Futterholzstücke zur Feststellung der Fraßmengen in den meisten Fällen verzichtet. Als Kriterien für den Zustand und das Wohlbefinden der Versuchsgruppen wurden daher neben der Bauintensität, der Agilität der Individuen und ihrem allgemeinen Aussehen (Bildung von Fettkörpern im Abdomen, abgeflachte Abdomina usw.), die durchschnittlichen Gewichte der Individuen (aus 15 oder 20 gleich großen Arbeitern von jeder Gruppe) und die der untersuchten Gärkammern herangezogen.

## Ergebnisse

### 5.3. *Kalotermes flavicollis*

Jede Versuchsgruppe bestand aus 20 ausgewachsenen und gleich großen Arbeiter-Larven, zu denen je 5 Nymphen (mit Ausnahme der letzten Stadien) und ein Soldat gesetzt wurden. Alle Tiere stammten aus 2 individuenreichen Kolonien. Aus den Defaunierungsversuchen (s. auch G. Becker, 1967) ging hervor, daß *K. flavicollis* anstatt bei 32° C bei 34° C untersucht werden konnte. Alle angesetzten Gruppen wurden nach 4, 8 und 12 Wochen untersucht.

Von den Flagellaten konnten nur die relativ einfach zu bestimmenden Arten gezählt werden. Dies waren *Joenia annectens, Foaina dogieli* und *Hexamastix termitis*. Darüber hinaus wurde die Gesamtmenge der „kleinen" Arten (d. h. alle Arten außer *J. annectens*) gezählt.

Über den Zeitraum von 8 Wochen war bei keiner Gruppe eine Schädigung zu beobachten. Die Tiere fraßen von dem ihnen gebotenen Futterholz und zeigten eine normale Agilität. Erst nach rd. 10 Wochen waren in zwei Ansätzen von 34° C etwa 70 % aller Tiere gestorben, und bei allen noch lebenden Tieren aus dieser Temperaturstufe bildeten sich Fettkörper im Abdomen. Dagegen war bei sämtlichen Gruppen der anderen Temperaturstufen auch über den gesamten Zeitraum von 12 Wochen keinerlei Schädigung zu finden.

Bei den Gruppen aus den Temperaturstufen von 18°—30° C starben erwartungsgemäß in den ersten 4 Wochen die meisten Tiere (4—6 Tiere pro Gruppe), während nach den folgenden 4 Wochen nur noch durchschnittlich 1—2 Tiere in jeder Gruppe fehlten. (Siehe hierzu auch M. Lüscher, 1961 a.) In der 8. bis 12. Woche waren bei fast allen Gruppen keine Tiere mehr gestorben. Es konnte keine besonders hohe Ausfallrate bei irgend einer Temperaturstufe gefunden werden (bis auf 34° C). Ein Gewichtsunterschied zwischen gleich großen Individuen (7,5—8,5 mm Länge) der 5 Temperaturstufen war erst nach 12 Wochen deutlicher ausgeprägt. Während zu Beginn ein Tier bei allen Gruppen durchschnittlich 7,7 bis 8,6 mg wog, trat nach 12 Wochen eine Gewichtszunahme bei 18° C (8,6—9,7 mg) und 22° C (9,2—12,2 mg) und eine schwache Gewichtsabnahme bei 30° C (7,3—8,0 mg) und 34° C (7,0—7,8 mg) ein.

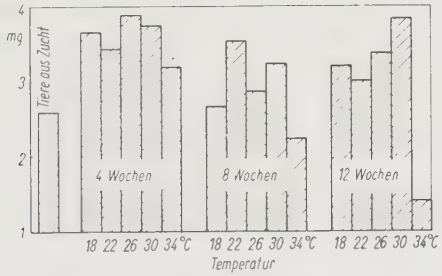



Abb. 25. Mittlere Gärkammergewichte von *Kalotermes flavicollis* (Arbeiter-Larven).

In Abb. 25 sind die Mittelwerte gewogener Gärkammern der untersuchten Arbeiter-Larven geordnet nach Temperaturstufen wiedergegeben.

Bei allen Gruppen erfolgte zunächst eine mehr oder weniger starke Zunahme der Gärkammergewichte im Vergleich zu den gefundenen Werten von direkt einer Kolonie entnommenen Tieren (in Abb. 25 links). Weiterhin ist bei 18°, 26°, 30° und 34° C eine deutliche Abnahme der Werte nach 8 Wochen und — bis auf 22° und 34° C — ein erneutes Ansteigen nach 12 Wochen auf die nahezu ursprünglichen Werte (nach

4 Wochen) ersichtlich. Dieses „Einpendeln" der Gärkammer-Gewichte kann wohl als normale Auswirkung eines Anpassungsvorganges angesehen werden, der eintritt, wenn man die Tiere aus gewohnten Temperaturen in andere Temperaturbereiche umsetzt (H. Precht, J. Christopherson, H. Hensel, 1955).

Während sich bei 34° C eine langsame Schädigung der Versuchstiere abzeichnete, die sich in einer steten Abnahme der Gärkammergewichte äußerte (s. Abschn. 4.1.), so ist die zunächst schwache Zunahme nach 8 Wochen und die erst nach 12 Wochen eintretende Abnahme der Durchschnittsgewichte bei 22° C nur durch ein um etwa 4 Wochen verzögertes „Einpendeln" der Werte erklärbar.

Daß indes das Gewicht einer Gärkammer nicht unbedingt von der Menge der in ihre lebenden Protozoen abzuhängen braucht, sondern u. a. auch von der Fraßaktivität und dem allgemeinen Zustand der Wirtstiere, zeigen die Mengenverhältnisse bei den Symbionten-Individuen.

Hierzu soll zunächst die Gesamtheit der Flagellaten betrachtet werden. Die Ergebnisse sind für 4, 8 und 12 Wochen Versuchsdauer in Abb. 26 wiedergegeben. Getrennt nach den fünf Temperaturstufen sind die jeweiligen Gesamtmengen der Individuen aller „kleinen" Arten und die Anzahl der Individuen von *J. annectens* gesondert angegeben. Durch Addition der sich entsprechenden Werte erhält man die absolute Menge von Flagellaten in einer Gärkammer.

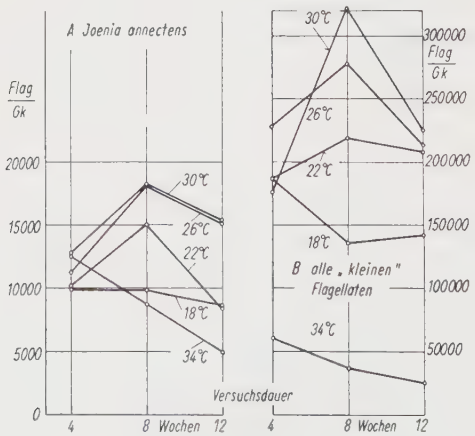



Abb. 26. *Kalotermes flavicollis*. Schwankungen der Flagellatenmengen in den Temperaturstufen 18°—34° C nach 4, 8 und 12 Wochen.

In einem Vergleich mit den Gärkammergewichten fällt bei den meisten Temperaturstufen auf, daß nach 8 Wochen trotz einer allgemeinen Abnahme der Gewichte eine Zunahme der Flagellaten-Menge eintrat. Nur bei 18° und 34° C nahm die Anzahl aller Flagellaten ab. In einer Temperatur von 34° C werden besonders die Flagellaten auf längere Zeit geschädigt, denn es konnten bei Versuchstieren aus 34° C immer sehr viele frei in der Gärkammer vorkommende Holzpartikel gefunden werden, die darauf hinwiesen, daß der Wirtsorganismus von dieser Temperatur offensichtlich nicht oder nur wenig beeinflußt wird.

Die in den Vorversuchen (Abschn. 4.2.) gefundene schrittweise Defaunierung der Gärkammern durch teilweisen oder völligen Futterentzug trat hier jedoch nicht ein, sondern die Gesamtmenge der Flagellaten nahm sukzessive ab. Nur *F. dogieli* fiel völlig aus. Auch bei längerer Versuchsdauer wurden die noch übrigen Flagellaten-Arten nicht ganz ausgeschaltet, wie die Ergebnisse eines hier angesetzten Dauerversuchs nach 6 Monaten zeigten. So wurden durchschnittlich nach dieser Zeit noch 2 500 *J. annectens*- und 24 500 *H. termitis*-Individuen je Gärkammer gezählt.

Auch bei den Gruppen in 18° C nahm die Symbionten-Zahl zunächst gleichmäßig ab. Hier war jedoch in der 8.—12. Woche wieder ein schwaches Ansteigen bei den kleinen Flagellaten zu beobachten. Die Tatsache, daß *K. flavicollis* bei 18° C lange ohne besondere Beeinträchtigung zu leben vermag (G. Becker, 1967), weist darauf hin, daß sich bei dieser Temperatur nach 12 Wochen im Gegensatz zu den Werten bei 34° C nur ein niedrigeres Niveau der Gesamtmenge der Flagellaten einstellte. Dies konnte mit einer 6 Monate bei 18° C gesondert gehaltenen Gruppe bestätigt werden.

Auch bei den anderen Temperaturstufen pendelten die Werte auf ein neues Niveau ein. Dabei fällt auf, daß immer dann, wenn sich *J. annectens* stärker vermehrte (z. B. bei 22° C nach 8 Wochen), die Menge aller anderen Flagellaten weniger stark anstieg und umgekehrt (z. B. bei 30° C nach 8 Wochen). Gerade deshalb ist z. B. bei 22° C (nach 8 Wochen) durch die starke Zunahme von *J. annectens* eine unmittelbare Abhängigkeit zum hohen Wert des Gärkammergewichtes erkennbar, was durch die Größe der Individuen dieser Art leicht erklärbar ist.

Für die über einen Zeitraum von 12 Wochen erfolgten Schwankungen der Symbionten-Anzahl kann indes nicht alleine der Temperaturfaktor maßgeblich sein, da auch bei der 26° C-Stufe, aus der die Versuchsgruppen ja stammten, eine solche Änderung der Werte gefunden wurde. Solche Schwankungen werden offensichtlich auch durch das Zusammensetzen der Versuchstiere in eine für sie zunächst ungewohnte Umgebung ausgelöst, was sich bei Termiten als sozialen Insekten besonders stark auswirken wird.

Die Einflüsse der Temperatur werden dagegen bei einem Vergleich des Verhaltens der einzelnen Flagellaten-Arten — unabhängig von den Schwankungen der Gesamtzahl im Verlauf der Versuchszeit — erkennbar. Die durchschnittlich gefundene Anzahl von Individuen der einzelnen Arten je Gärkammer sind für alle Temperaturstufen nach 4, 8 und 12 Wochen Versuchsdauer getrennt in Abb. 27 aufgezeichnet.

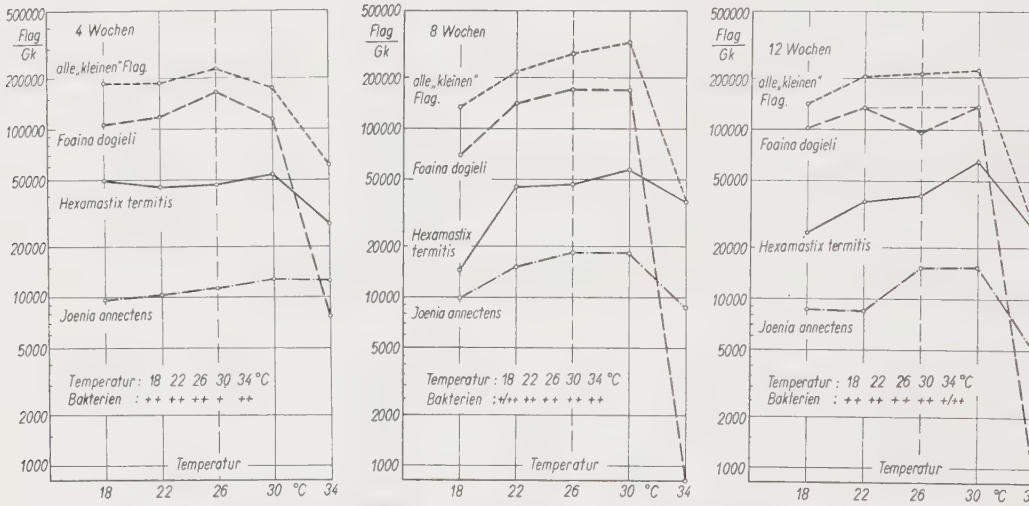



Abb. 27. *Kalotermes flavicollis.* Mengenverteilung der Flagellaten nach 4, 8 und 12 Wochen Versuchszeit.

Es soll zunächst der für die Cellulose-Verdauung von *K. flavicollis* wichtigste Flagellat *J. annectens* betrachtet werden.

Während nach 4 Wochen Versuchsdauer ein nahezu geradliniges Ansteigen von 18°—34° C zu beobachten war, machte sich nach 8 Wochen eine Verschiebung der Verhältnisse bemerkbar, die sich nach 12 Wochen noch stärker ausgeprägt hatte. Die nahezu gleichen Mengenverhältnisse bei 26° und 30° C sprechen dafür, daß dieser Temperaturbereich für *J. annectens* optimal ist. Dagegen verminderte sich die Anzahl bei 22° C (im Verhältnis zu den anderen Temperaturen nach der gleichen Versuchsdauer) immer mehr und sank nach 12 Wochen auf das Niveau von 18° C ab.

Die beiden Arten *F. dogieli* und *H. termitis* zeigten eine ähnliche Tendenz, die auch in gewissem Einklang mit der Gesamtzahl der „kleinen" Arten steht, so daß auch für die nicht getrennt gezählten anderen „kleinen" Arten (s. Tab. 2) die gleichen Verhältnisse zu bestehen scheinen.

Im Verlauf von 12 Wochen prägte sich eine starke Vermehrungsrate bei 30° C aus, während vor allem *F. dogieli* und kleine Arten wie *Trimitus divergens* und *Opisthomitus avicularis* (in der jeweils obersten Kurve mit enthalten) nach 8 Wochen in 34° C völlig ausgefallen war. So konnte nur *H. termitis* (neben *J. annectens*) nach 12 Wochen noch gefunden werden.

Gegenüber den Temperaturen 18° und 22° C zeigten sich *F. dogieli* und *H. termitis* verschieden stark resistent. So war nach 12 Wochen *F. dogieli* bei den Termiten in 22° C noch genau so stark vertreten wie in 30° C und bei den Tieren in 18° C hatte sich die Art nach 12 Wochen auf die nahezu gleiche Menge wie nach 4 Wochen vermehrt. *H. termitis* dagegen hatte (bis auf den Wert nach 4 Wochen) im Verhältnis zu den Temperaturstufen bei 18° C sowohl nach 8 als auch nach 12 Wochen die niedrigste Vermehrungsrate. Im Vergleich zu *J. annectens* zeigt sich, daß sowohl *F. dogieli* als auch *H. termitis* eine Temperatur von 22° C noch relativ gut vertragen, während 18° C deutlich ungünstiger ist. Für *H. termitis* erwies sich 26° C als weniger vermehrungsfördernd als 30° C. So war sowohl nach 4 als auch nach 8 und 12 Wochen nahezu immer eine unter dem Wert von 30° C liegende Menge gezählt worden, die nur unwesentlich größer als die bei 22° C war.

Das Verhalten von *F. dogieli* gegenüber der Temperatur von 26° C zeigte nach 12 Wochen eine Abweichung im Vergleich zu den Werten von 4 und 8 Wochen. Eine Erklärung für diese Abweichung konnte nicht gefunden werden. Es ist dennoch zu vermuten, daß *F. dogieli* zwischen 22° und 30° C nahezu gleich viel in den Gärkammern vertreten ist (ähnlich wie nach 8 Wochen).

Allgemein ist zu erkennen, daß bei allen gezählten Flagellaten-Arten von *K. flavicollis* eine Zunahme der Individuen von 18° bis 30° C und eine mehr oder weniger abrupte Abnahme von 30° nach 34° C eintritt, wenn die Tiere einen langen Zeitraum in diesem Temperaturbereich gehalten werden. Dennoch stehen den Wirtstieren auch bei längerem Verbleiben in der höchsten Temperaturstufe offensichtlich noch genügend Symbionten für den Holzabbau zur Verfügung. Es spricht dafür, daß das Optimum für die Vermehrungsrate dieser Symbionten im Bereich um 30° C liegt.

Neben der Zählung der Flagellaten wurde auch versucht, die Menge der in der Gärkammer lebenden Bakterien optisch zu beurteilen. Die Ergebnisse sind in Abb. 27 mit enthalten. (Bewertungsschema wie S. 427, 1. Teil). Danach ist ersichtlich, daß bis auf geringe Abweichungen in einigen Fällen in allen Temperaturstufen über den gesamten Zeitraum des Versuchs eine Vielzahl von Bakterien gefunden wurden, so daß angenommen werden kann, daß ihre Anzahl offensichtlich nicht oder nur unwesentlich durch die verschiedenen Temperaturen über einen Zeitraum von 12 Wochen beeinflußt werden.

Bei der Beurteilung der hier vorgestellten Ergebnisse erscheint die Frage bedeutsam, inwieweit die Mengenverteilung von Symbionten bei

den einzelnen Arbeiter-Larven und den ersten Stadien gleichgroßer Nymphen, die ebenfalls Holz fressen, übereinstimmt. Da gerade bei *Kalotermes* keine ausgeprägte Arbeiterkaste vorkommt und überhaupt in Individuen aller Stadien (bis auf das letzte Nymphen-Stadium) Flagellaten leben, soll hier zum Schluß kurz als Beispiel die mengenmäßige Erfassung der Darmfaunen von Eilarven, Junglarven (3 mm und 4—5 mm Länge), Arbeiter-Larven (7,5—8,5 mm Länge), Früh-Nymphen (7,5 bis 8,5 mm Länge), geflügelten und frisch entflügelten Stadien, Elterntieren und Soldaten vorgestellt werden. Gezählt wurden wieder die gleichen Flagellaten-Arten.

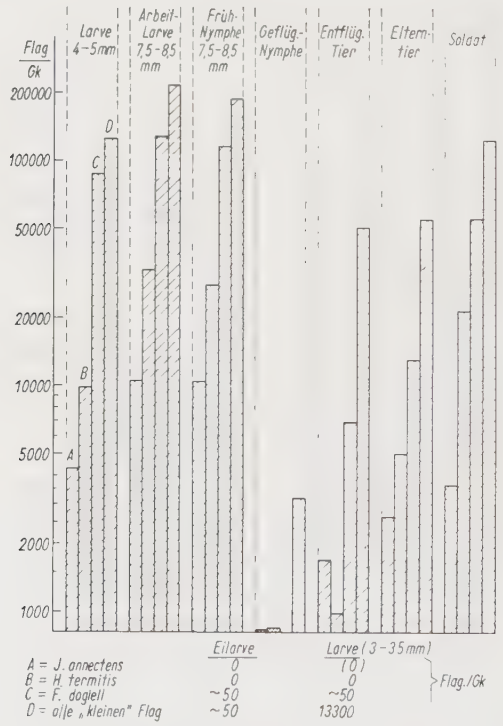



Abb. 28. *Kalotermes flavicollis*. Zusammensetzung der Gärkammerfauna in verschiedenen Stadien.

Die Ergebnisse (in Abb. 28 zusammengestellt) können nur einen kleinen Ausschnitt aus dem gesamten Spektrum aller Stadien von *K. flavicollis* wiedergeben. Es ist hieraus jedoch erkennbar, daß die Menge der Symbionten mit der Bedeutung der Stadien für den Cellulose-Aufschluß wächst. So leben erwartungsgemäß in großen Arbeiter-Larven und gleichgroßen Frühnymphen durchschnittlich nahezu gleichviel Symbionten in etwa gleichem Mengenverhältnis der einzelnen Arten.

Erwähnenswert ist, daß auch schon wenige Stunden alte Eilarven einige kleine Flagellaten in ihrem Hinterdarm beherbergen. Die Anzahl nimmt bei etwas größeren Larvenstadien schnell zu, jedoch fehlt zunächst noch immer die wichtigste Art *J. annectens*. Der Zeitpunkt der Infektion durch andere Nestgenossen ist wahrscheinlich mehr oder weniger zufällig, denn in einigen Fällen konnten auch schon einige *J. annectens* gefunden werden.

Die Anzahl der Symbionten in frisch gehäuteten Nymphen des letzten Stadiums ist zunächst ebenfalls sehr klein. Nur kleine Arten wie *T. divergens* kommen in größerer Menge vor. Die wenigen *J. annectens* haben im Vergleich zu Individuen aus Arbeiter-Larven ein stark geschrumpftes Plasma, so daß das durch den Protozoenleib hindurchführende Axostyl wie eine Spitze am Hinterleib absteht (Abb. 29, Axostyl bei lebenden Tieren schwer zu erkennen).

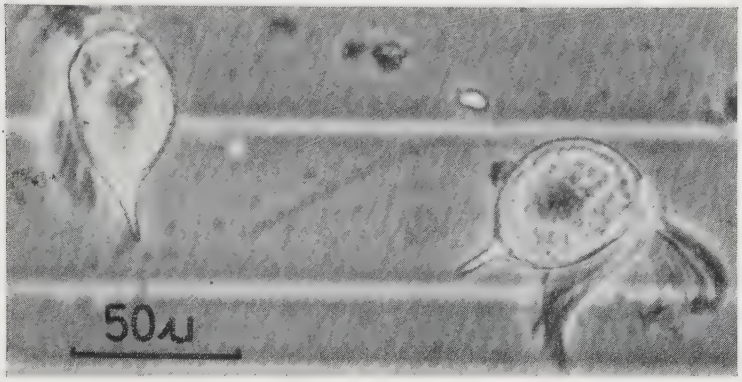



Abb. 29. Zwei Individuen von *Joenia annectens* aus einer frisch gehäuteten Nymphe von *K. flavicollis* (letztes Stadium). Lebendaufnahme, Phasenkontrast, (Streifen auf der Abb. sind Markierungen der Zählkammer).

Frisch entflügelte Individuen, die die Symbionten für eine neue Nestgründung brauchten, beherbergen zunächst eine noch kleinere Menge von Flagellaten in ihren nur schwach ausgebildeten Gärkammern als ältere Elterntiere. (Bei diesen wurde kein deutlicher Unterschied zwischen ♀♀ und ♂♂ festgestellt.)

In Soldaten, die von anderen Individuen ihres Nestes mit Holznahrung gefüttert werden, konnten durchschnittliche Flagellaten-Mengen gezählt werden, die denen von kleineren Arbeiter-Larven entsprachen.

Eine übereinstimmende Anzahl von Symbionten innerhalb verschiedener Stadien findet man also besonders bei gleichgroßen, ausgewachsenen Arbeiter-Larven und Früh-Nymphen, weshalb eine gleichzeitige Verwendung beider Stadien für die Gärkammer-Untersuchung ohne weiteres möglich ist. Es kann angenommen werden, daß dies auch bei *Z. angusticollis* zutrifft.

### 5.4. *Zootermopsis angusticollis*

Aus den Untersuchungen von G. Becker (1967) über die Temperatur-Abhängigkeit der Fraßtätigkeit dieser Art mit Tieren, welche — im Ge-

gensatz zu den hier verwendeten — ursprünglich aus Seattle (Wash. USA) stammten und in Berlin-Dahlem bei 20° C weitergezüchtet worden waren, geht hervor, daß diese Tiere Temperaturen oberhalb von 25° C schlecht vertrugen. Als Temperaturoptimum wird 22° C angegeben. Die Art gilt allgemein als kälteresistent (G. Beall, 1931, C. A. Kofoid, 1934 u. a.). Daher wurden für die Untersuchungen der Symbionten nur 18°, 22° und 26° C gewählt, da bei höheren Temperaturen eine Beeinträchtigung der Ergebnisse durch Schädigung der Wirtstiere zu erwarten war.

Zunächst sollte eine erste Untersuchung der Symbionten nach 2 Wochen durchgeführt werden. Da aber nach dieser Zeit bei allen Gruppen, vor allem bei den Gruppen in 26° C keinerlei Anzeichen beobachtet wurden, die auf eine Beeinträchtigung der Versuchstiere schließen ließen, wurde eine zweite Untersuchung nach 8 Wochen durchgeführt, bei der auch die Fraßgewichte ermittelt wurden (Tab. 10).

Aus Mangel an genügend gleich großen Tieren konnten nur relativ kleine Gruppen zusammengestellt werden, was jedoch bei dieser Art ohne größere Beeinträchtigung der Ergebnisse möglich ist. Jede Gruppe bestand daher aus 15 gleichgroßen und gleichschweren Pseudergaten (11—12 mm lang), rd. 43,5 mg schwer, zu denen je zwei Ersatzgeschlechtstiere gesetzt wurden. Für jede der 3 Temperaturstufen standen nur 2 Versuchsgruppen zur Verfügung. Von den Symbionten wurden die *Trichonympha*-Arten, *Streblomastix strix, Trimitus termopsidis* und *Trichomonas termopsidis* gezählt.

Wie aus Tab. 10 zu entnehmen ist, sind im Verlauf der 8 Wochen Versuchsdauer bei keiner der Gruppen Tiere gestorben. Dagegen hatten sich bei 22° C einige Pseudergaten zu Ersatzgeschlechtstieren umgewandelt und in allen Versuchsgefäßen befanden sich Eier, aus denen bei den 26° C-Gruppen schon zum Teil Eilarven geschlüpft waren. Sowohl die durchschnittlichen Einzelgewichte gleichgroßer Pseudergaten, als auch die Gesamtfraßmenge der Gruppen war bei den einzelnen Arten in 26° C am höchsten. Auch war bei diesen Gruppen die größte Bauaktivität zu beobachten. Die Tiere hatten — wohl um eine hohe Luftfeuchtigkeit zu erhalten — sämtliche Löcher des Deckels ihres Versuchsgefäßes bis auf eines oder zwei zugebaut. Das pilzbefallene Holz war sehr viel stärker zernagt als das unbefallene.

Sowohl nach 2 als auch nach 8 Wochen wurden ähnliche Verhältnisse bei den Faunen-Zusammensetzungen in den Gärkammern festgestellt. Sie sind in Abb. 30 aufgezeichnet. (Die Werte von direkt der Zucht bei 24° C entnommenen Tieren sind auf der linken Hälfte der Abb. 30 miteingetragen.)

Außer einer sehr großen Menge von noch nicht von den Flagellaten aufgenommenen Holzpartikeln und Bakterien, die fast immer in großer Zahl gefunden wurden, waren immer bei Pseudergaten aus 26° C die größte (und bei Pseudergaten aus 18° C die kleinste) Menge von jeder Protozoen-Art gezählt worden. Auch hier war jedoch ähnlich wie bei *K. flavicollis* eine allgemeine Schwankung der Protozoen-Zahl im Verlauf von 8 Wochen zu beobachten. Das zeigte sich vor allem bei den *Trichonympha*-Flagellaten, deren Gesamtzahl nach 8 Wochen bei allen

Tabelle 10:

| | | Temperatur | | |
|---|---|---|---|---|
| | | 18° C | 22° C | 26° C |
| Durchschnittliche Zusammensetzung der Gruppen | | 11 Individuen (2 Ersatzgeschl.tiere, 9 Pseudergaten, Eier) | 11 Individuen (3 Ersatzgeschl.tiere, 8 Pseudergaten, Eier) | 11 Individuen (2 Ersatzgeschl.tiere, 9 Pseudergaten, Eier) 1—6 Eilarven) |
| Anzahl der gestorbenen Tiere | | 0 | 0 | 0 |
| Entnahme von Pseudergaten nach 2 Wochen | | 6 | 6 | 6 |
| Durchschnittl. Gewichte in mg | Pseudergaten (11—12 mm) | 43,3 | 42,3 | 44,5 |
| | Gärkammern (Pseudergaten 11—12 mm) | 19,4 | 19,3 | 21,8 |
| | Ges.-Fraß des unbehand. Holzes je Gruppe | 30,5 | 48,3 | 25,3 |
| | Ges.-Fraß des „Pilzholzes“ je Gruppe | 563,0 | 623,3 | 910,5 |
| | Ges.-Fraß beider Holzsorten | 593,5 | 671,6 | 935,8 |

3 Temperaturstufen niedriger als nach 2 Wochen war. Auch die Werte der Kontrollen aus der Zucht bei 24° C passen in 2 Fällen nicht in den Kurvenverlauf der Ergebnisse nach 14 Tagen. (Hier ist neben den immer zu erwartenden Schwankungen auch daran zu denken, daß sich bei den relativ kleinen Gruppen die Entnahme von jeweils 6 Individuen störend auswirken kann.)

Die für den Cellulose-Aufschluß bedeutendsten Symbionten sind wohl die *Trichonympha*-Arten und *Trichomonas termopsidis*. Ein Vergleich ihres Verhaltens gegenüber den 3 Temperaturen zeigt, daß immer dann, wenn *Trichomonas* besonders stark vertreten war, bei *Trichonympha* kleinere Mengen gezählt wurden und umgekehrt (z. B. bei 22° C nach 2 und 8 Wochen). Es scheint sich hier also eine Art Gleichgewichtsverhältnis auszubilden.

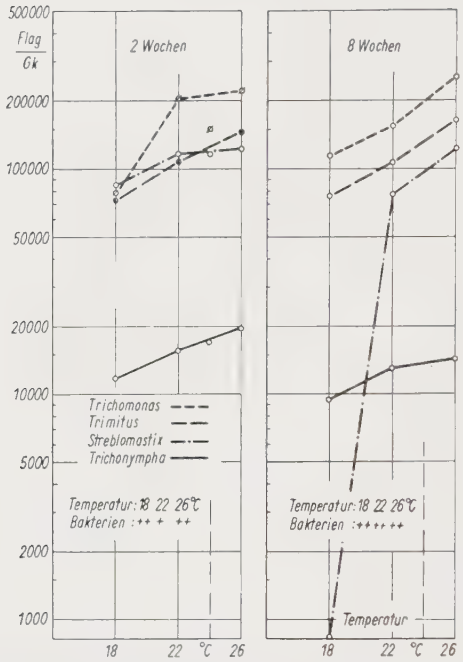



Abb. 30. *Zootermopsis angusticollis.* Mengenverteilung der Flagellaten nach 2 und 8 Wochen Versuchsdauer.

Entsprechend der hohen Vermehrungsrate von *T. termopsidis* in den Termiten, die 8 Wochen bei 26° C lebten, konnten auch viele Teilungsstadien dieser Art beobachtet werden (Abb. 31). Während nach beiden

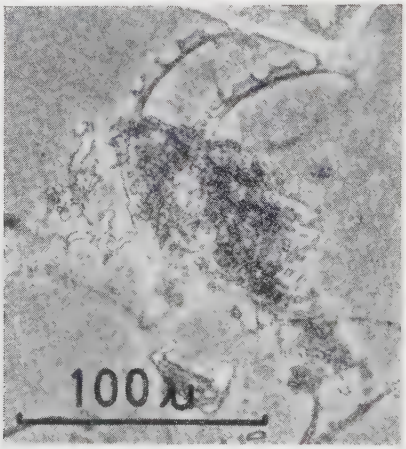



Abb. 31. *Trichomonas termopsidis.* Teilungsstadium aus 26° C. Lebendaufnahme, Phasenkontrast.

Untersuchungszeiten bei dem kleinen Trichomonaden *Trimitus termopsidis* nahezu gleiche von 18° bis 26° C steigende Mengenverteilungen gezählt wurden, verhielt sich *Streblomastix strix* sehr unterschiedlich. Blieb die durchschnittliche Anzahl bei 26° C nach 2 und 8 Wochen gleich, so war bei den Pseudergaten aus 22° C am Ende der Versuchszeit eine geringere Zahl gefunden worden. Bei den Tieren aus 18° C konnten nach 8 Wochen sogar überhaupt keine Individuen von *S. strix* mehr nachgewiesen werden. Inwieweit tatsächlich ein totaler Ausfall bei 18° C stattfand, läßt sich jedoch aus der relativ geringen Anzahl von Untersuchungen nicht feststellen.

Bei der Verbreitung von *Z. angusticollis* in Klimaten, in denen im Winter z. T. sehr tiefe Temperaturen herrschen können, ist zu erwarten, daß *S. strix* bei einer Temperatur von 18° C, auch wenn sie über 8 Wochen einwirkt, nicht vollständig eliminiert wird. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß in untersuchten Ersatzgeschlechtstieren, die bei 18° C gehalten worden waren, auch nach 8 Wochen noch viele Individuen dieser Art gefunden wurden.

Weiterhin ist hierzu bemerkenswert, daß *S. strix,* die, wie schon erwähnt, sehr unterschiedlich groß sein kann und sowohl an der Darmwand festgeheftet als auch frei in der Gärkammer schwimmend vorkommt, bei allen Temperaturstufen in gleicher Formenvielfalt vertreten war. Unterschiedliche Mengenverhältnisse von kleinen und großen Stadien, wie sie z. T. in verschiedenen Gärkammern gefunden wurden, scheinen daher nicht direkt temperaturabhängig zu sein, sondern von dem jeweiligen Zustand des Wirtstieres beeinflußt zu werden (u. a. Hormonausschüttung).

Ein Vergleich mit den Ergebnissen G. Beckers (1967) zeigt, daß bei *Z. angusticollis* je nach Herkunft der Tiere eine verschieden starke Anpassungsfähigkeit an höhere Temperaturen vorzuliegen scheint. So konnte bei den hier verwendeten Gruppen aus einem wärmeren Teil des Kontinents gefunden werden, daß bei 26° C sowohl eine stärkere Fraßaktivität, als auch gegenüber 18° und 22° C zumindest für den Zeitraum des Versuchs bessere Entwicklungsbedingungen für die kleinen Kolonien vorhanden waren. Es ist denkbar, daß je nach Haltung dieser Art in verschiedenen Temperaturen nach längerer Zeit eine gewisse Anpassung an höhere oder tiefere Temperaturbereiche stattfindet, was G. Becker (1967) auch bei verschiedenen Gruppen von *K. flavicollis* vermutete.

Andererseits bevorzugten Versuchstiere von *Z. angusticollis,* die bei 22° C gehalten worden waren, bei von 18° bis 30° C zur Auswahl gebotenen Temperaturen (J. Wybourne, 1958) keinen besonderen Bereich. Auch S. F. Cook und R. E. Smith (1942), die anhand des Gasaustausches die Aktivität der Darmsymbionten und der Wirtsorganismen gemessen

haben, fanden bei Individuen der gleichen Art in Temperaturen zwischen 9° und 29° C einen nahezu gleichstarken $O_2$-Verbrauch (= Aktivität des Wirtes) und eine kaum differierende $H_2$-Produktion (= Aktivität der Symbionten).

Eine genaue Aussage über etwaige Rassenunterschiede oder über erfolgte Adaptationen einzelner Kolonien dieser Termite an einen höheren oder tieferen Temperaturbereich läßt sich nur durch länger ausgedehnte Untersuchungen mit größeren Tiergruppen machen, die aus unterschiedlichen Herkünften stammen oder unter verschiedenen Temperaturbedingungen aufgewachsen sind. Es stand hierzu nicht genügend Tiermaterial zur Verfügung.

### 5.5. *Heterotermes indicola*

Im Gegensatz zu *K. flavicollis* und *Z. angusticollis* wird bei der Rhinotermitide *H. indicola* eine einheitliche Arbeiter-Kaste ausgebildet, die sich für vergleichende Untersuchungen der Darmsymbionten sehr gut eignet. Verläßliche Versuchsergebnisse werden jedoch erst gewährleistet, wenn die Versuchsgruppen mit einer größeren Individuenzahl als bei den zuvor untersuchten Arten zusammengestellt sind. Nach G. Becker (1962 a) bilden aber schon Gruppen von weniger als 100 Individuen eine biologische Einheit. Jeder der 5 Parallel-Ansätze einer Temperaturstufe bestand daher aus 60 gleichgroßen Arbeitern, denen 10 Soldaten beigegeben wurden.

Alle Tiere waren — wie bei den anderen untersuchten Rhinotermitiden — bei 26° C aufgewachsen. Daneben wurden einige Versuchsgruppen aus einer der bei 30° C gehaltenen Kolonien zusammengestellt.

Aus den Ergebnissen von Arbeiten G. Beckers (1962 a, 1967) und den Vorversuchen (Kap. 4.1.) geht hervor, daß *H. indicola* für längere Zeit bei 34° C zu leben vermag und auch eine Defaunierung der Gärkammer zunächst nicht eintritt, so daß über die Temperaturstufe von 32° C hinaus auch bei 34° C Gruppen gehalten werden konnten.

Untersuchungen der Gärkammern fanden nach 4, 8, 12 und 16 Wochen statt. Dabei wurden alle 3 in dieser Termite lebenden Symbionten-Arten gezählt.

Im Verlauf der ersten 3—4 Wochen war zunächst in allen Versuchsgefäßen eine intensive Bautätigkeit und Bewegungsaktivität der Termiten zu beobachten.

Erst nach Ablauf von 4 Wochen waren bei einigen Gruppen in sowohl der obersten als auch der untersten Temperaturstufe erste Anzeichen einer Beeinträchtigung der allgemeinen Vitalität zu erkennen (Nachlassen der Bautätigkeit, träge Bewegungen der Insekten, Fettkörperbildung u. a.).

Von den 5 Versuchsgruppen bei 18° C fielen im Verlauf von insgesamt 12 Wochen 2 durch Absterben der Tiere aus. Die übrig gebliebenen Gruppen dagegen zeigten auch nach Ablauf von 4 Monaten Versuchsdauer keine erkennbare Schädigung. Ungewöhnlich viel zernagtes Holzmehl, das in den Gängen

und auf der Erde lag, wies einmal auf die Fraßaktivität der Termiten hin, zum anderen aber auch auf irgendeine Beeinträchtigung der Darmsymbionten.

Von den 5 Gruppen bei 34° C fielen dagegen 3 schon nach den ersten 8 Wochen und die beiden restlichen im weiteren Verlauf von einem Monat aus. Aber auch die Gruppen, die 8 und 12 Wochen lang lebten, waren offensichtlich sehr geschwächt. Von keiner dieser Gruppen wurden viele Gänge gebaut, wie das z. B. die Tiere in 26°, 30° oder 32° C taten.

Auch von den 5 Ansätzen in 22° C war nach 12 Wochen einer ausgefallen, während dagegen die Tiere der übrigen vier über den gesamten Zeitraum von 4 Monaten (bis auf den normalen Ausfall einiger Individuen je Gruppe) am Leben blieben. Dennoch war auch hier eine deutlich schwächere Aktivität gegenüber den Gruppen von 26°—32° C zu erkennen, von denen die in 30° und 32° C gehaltenen die stärkste Bauaktivität aufwiesen.

Ein Vergleich der durchschnittlichen Gewichte der Gärkammern über den Gesamtzeitraum von 16 Wochen (Abb. 32) verdeutlicht diese unterschiedliche Entwicklung der Gruppen in den einzelnen Temperaturstufen. Weniger deutlich waren diese Sachverhalte bei den durchschnittlichen Tiergewichten zu beobachten, was offensichtlich zum Teil mit der bei geschädigten Termiten meist eintretenden Fettkörperbildung zusammenhängt (Abb. 32).

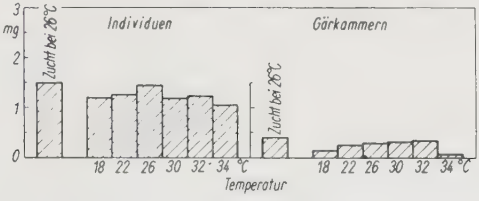



Abb. 32. *Heterotermes indicola.* Durchschnittliche Gewichte der Individuen und der Gärkammer im Gesamtzeitraum von 16 Wochen.

Die vor allem aus den unterschiedlichen Gärkammergewichten erkennbare Temperaturabhängigkeit ist jedoch am deutlichsten bei den Mengenverhältnissen der Flagellaten in den 6 Temperaturstufen ausgeprägt. Die Abbildung 33 gibt die nach 4, 8, 12 und 16 Wochen gefundenen Ergebnisse wieder.

Schon ein oberflächlicher Vergleich zeigt, daß die Mengenverhältnisse der drei in *H. indicola* lebenden Symbionten im Laufe von 16 Wochen — ähnlich wie bei *K. flavicollis* — Schwankungen unterworfen waren. Schon 4 Wochen nach Versuchsbeginn wurden für alle 3 Symbionten-Arten bei 26° C andere Werte gefunden als bei den direkt der Zucht entnommenen Termiten (Abb. 34 rechts).

Hierfür können vor allem zwei Ursachen verantwortlich sein: einmal das durch die neue Umgebung und die geänderten Temperaturverhältnisse bedingte „Einpendeln" des allgemeinen Zustandes der Versuchstiere auf ein neues Niveau (s. S. 8), zum anderen aber auch die Störung der Gruppen bei jeder Entnahme von Termiten.

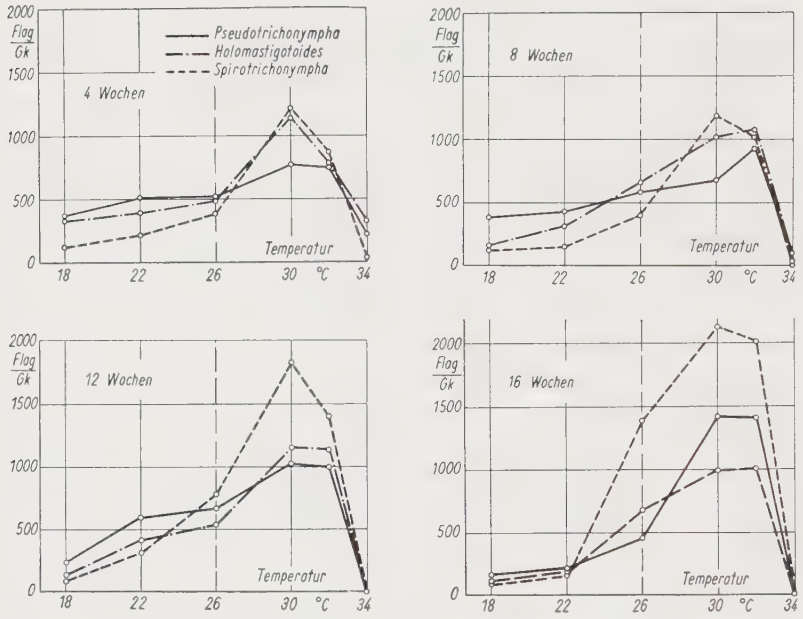



Abb. 33. *Heterotermes indicola.* Mengenverteilung der Flagellaten nach 4, 8, 12 und 16 Wochen Versuchsdauer.

Wie aus dem Vergleich der jeweils 3 Kurven zu erkennen ist, waren diese Schwankungen der Mengenverhältnisse für die drei sich systematisch nahestehenden Flagellaten-Arten nicht gleich stark ausgeprägt. Dies fällt vor allem bei der Art *Spirotrichonympha* spec. auf. Sie fiel von allen drei Arten bei 34° C zuerst aus und hielt sich in dieser Temperatur nur höchstens 8 Wochen. (Bei den nach 8 Wochen untersuchten Termiten wurden nur in einigen Gärkammern noch Individuen dieser Art gezählt, während in den meisten anderen Gärkammern überhaupt keine mehr zu finden waren.)

Auch in den beiden untersten Temperaturstufen war dieser Flagellat immer am wenigsten vertreten. Über den gesamten Zeitraum des Versuchs hielt sich — bis auf eine Ausnahme bei 22° C nach 12 Wochen — in 18° und 22° C stets eine kleine aber nahezu gleichgroße Menge von Individuen dieser Art. *S.* spec. kann also bei 18° und 22° C längere Zeit leben, durch eine verminderte Teilungsrate tritt dabei aber nie eine größere Anzahl von Individuen dieser Art auf.

In 30° C, weniger auch in 32° C und später auch in 26° C dagegen vermehrte sich dieser Symbiont sehr rasch. So wurden nach 16 Wochen fast doppelt so viel Individuen gefunden wie nach 4 Wochen. Dabei ist be-

merkenswert, daß nach dieser Zeit bis auf wenige Ausnahmen alle Individuen in 30° C (und 32° C) gegenüber der normalen Größe (Tab. 2) wesentlich kleiner waren. Dieser Befund läßt die starke Vermehrungstendenz erkennen, die bei dieser Art bei erhöhter Temperatur eintritt (Individuen sind kurz vor der Teilung besonders groß).

Stabilere Zahlenverhältnisse über den Zeitraum von 16 Wochen wurden bei *Pseudotrichonympha* spec. gefunden. Auch sie fiel zwar im Laufe von 8 Wochen in 34° C völlig aus, hielt sich aber in der Temperatur von 22° C und zunächst auch von 18° C viel besser als *S.* spec. So sank zwar die Menge der Individuen bei 22° C gegenüber 26° C schon nach 8 Wochen etwas ab. Ein deutlicher Unterschied war jedoch erst nach 16 Wochen erkennbar, nachdem dann nahezu genauso viel Individuen wie bei 18° C gezählt wurden. Diese Verminderung gegenüber dem Bezugswert bei 26° C trat bei 18° C schon 4 Wochen früher ein.

Auch *P.* spec. vermehrte sich am stärksten in den Termiten, die bei 30° und 32° C gehalten wurden. Dabei konnten nach 8 Wochen bei 32° C sogar mehr Flagellaten dieser Art als bei 30° C gezählt werden.

*Holomastigotoides* spec. verhielt sich in 34° C wie die beiden anderen Arten. In dem Temperaturbereich von 18° bis 22° C verminderte sich im Verlauf von 16 Wochen die durchschnittliche Menge der Individuen auch immer mehr und erreichte das Niveau der anderen beiden Arten.

Bis auf das ebenso wie bei *P.* spec. erfolgte Ansteigen der Menge bei 32° C nach 8 Wochen über den Wert von 30° C, war bei *H.* spec. deutlich eine Beziehung zu der Vermehrungsrate von *P.* spec. zu erkennen (die auch von der Vermehrungsrate von *S.* spec. überlagert wird): fast immer dann, wenn *P.* spec. stärker vertreten war, sank die Menge der Individuen von *H.* spec. ab und umgekehrt. Dies war bei 26°, 30° und 32° C nach 12 und 16 Wochen besonders deutlich ausgeprägt und weist darauf hin, daß die Vermehrung besonders bei diesen beiden Arten neben dem Temperaturfaktor auch direkt voneinander abhängig ist.

Bildet man von sämtlichen sich entsprechenden Werten aller 4 Untersuchungen die jeweiligen Mittelwerte, so erhält man die durchschnittlichen Mengenverhältnisse für die drei Arten in den 6 Temperaturstufen über den Gesamtzeitraum von 16 Wochen (Abb. 34).

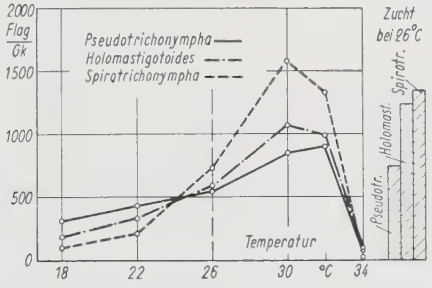



Abb. 34. *Heterotermes indicola.* Durchschnittliche Mengenverhältnisse der Symbionten im Gesamtzeitraum von 16 Wochen

Die drei Kurven lassen das ähnliche Verhalten der Symbionten gegenüber den einzelnen Temperaturen erkennen (mit Ausnahme von *Pseudotrichonympha* bei 32° C). Die erwähnte Abhängigkeit der Vermehrung von *P.* spec. von *H.* spec. wird deutlich, wenn man die beiden Werte bei 30° und 32° C mittelt. Beide Mittelwerte stimmen fast genau überein (950 bei 30° und 945 bei 32° C).

Bei einem Vergleich der hier wiedergegebenen Ergebnisse mit den Werten, die mit den Versuchsgruppen ermittelt wurden, welche aus einer bei 30° C gehaltenen Kolonie stammten, konnte kein deutlicher Unterschied gefunden werden. Auch bei direkt dieser Kolonie entnommenen Termiten fällt jedoch auf, daß die durchschnittliche Individuenmenge der einzelnen Symbionten nicht mit den Werten aus den Versuchsgruppen bei 30° C übereinstimmt (30°-Zucht: *P.* spec.: $\approx 700$; *H.* spec.: $\approx 1780$; *S.* spec.: $\approx 1170$) und im Gegensatz zu den Werten der 26°-Zucht auch nicht in das „Schema" *P.* spec. $<$ *H.* spec. $<$ *S.* spec. paßt.

Es ist denkbar, daß bei der Verwendung einer größeren Zahl von Versuchstieren für jede Gruppe und einer noch längeren Ausdehnung der Versuchszeit Werte ermittelt werden, die im Einklang mit denen aus der 30°-Zucht stehen. Jedoch lassen auch die Ergebnisse G. Beckers (1967) keine Unterschiede in der Fraßaktivität zwischen beiden Zuchten erkennen.

Zusammenfassend kann gefolgert werden: Die Temperaturverträglichkeit der drei in *H. indicola* lebenden Protozoen-Arten ist, unabhängig von mehr oder weniger periodischen Schwankungen, sehr ähnlich. Die Vermehrungsraten der Arten sind zum Teil voneinander abhängig. Sämtliche in Abb. 34 für jede Temperaturstufe gesondert gemittelten Werte ergeben einen Kurvenverlauf, bei dem das Maximum zwischen 30° und 32° C liegt (Abb. 35).

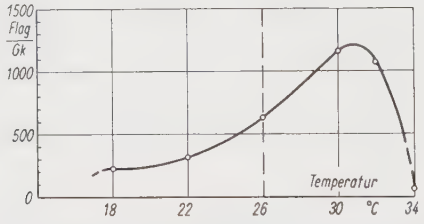



Abb. 35. *Heterotermes indicola.* Aus Abb. 34 gemittelte Werte der durchschnittlichen Symbiontenmengen im Gesamtzeitraum von 16 Wochen.

Dieser Kurvenverlauf zeigt, verglichen mit den durchschnittlichen Gärkammergewichten (Abb. 32), daß die Menge der Flagellaten, wie schon bei *Kalotermes flavicollis* erwähnt, nicht das Gärkammergewicht allein beeinflußt. Gerade die unterschiedlichen Maxima beider Kurven deuten darauf hin, daß auch andere Faktoren zweifelsohne eine wichtige Rolle spielen (s. S. 8).

G. Becker (1962 a, 1967) fand bei *H. indicola* ein Maximum der Fraßtätigkeit bei rd. 33° C. Dieser Wert, der das für die Protozoen ermittelte Maximum um etwa 2° übersteigt, läßt erkennen, daß die Optimaltemperatur für die Fraßtätigkeit des Wirtes und für die Entwicklung der Symbionten offensichtlich nicht genau zusammenfällt. Eine fast genaue Übereinstimmung trifft nur bei *P.* spec. zu, dem weitaus größten Flagellaten in *H. indicola*. Vermutlich kann *P.* spec. allein so viel Cellulose abbauen, wie der Wirtsorganismus an Stoffwechselprodukten benötigt.

Ein solcher Unterschied zwischen Wirt und Symbionten scheint auch in dem Verhalten gegenüber der niedrigsten Temperatur zu bestehen. Gerade die bei den Versuchsgruppen in 18° C gefundene Nageaktivität und die sichtbar geringe Aufnahme des abgenagten Holzmaterials weist darauf hin, daß nicht die Wirtsorganismen, sondern zunächst nur die Symbionten geschädigt werden. Erst ein steter Verlust der Symbionten führt dann zu hungerähnlichen Verhältnissen für den Wirt. Dagegen scheinen durch die stete Schädigung der Termiten (bei 34° C), die sich gerade in mangelnder Fraßaktivität äußert, umgekehrt Hungerbedingungen für die Symbionten aufzutreten, wie sie in den Vorversuchen (Abschn. 4.2.) untersucht wurden. Es läßt sich jedoch nicht genau sagen, ob nicht auch die hohe Temperatur allein die langsame Defaunierung der Termiten verursacht hat.

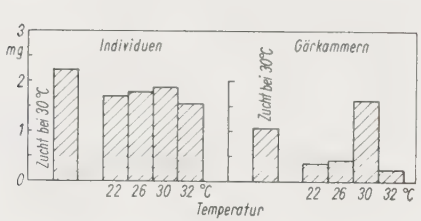
### 5.6. *Coptotermes amanii* und *C. niger*

Die Größe der Versuchsgruppen der beiden *Coptotermes*-Arten entsprach denen von *H. indicola*. Auch bei diesen Arten wird eine Arbeiterkaste ausgebildet. Auf Grund der Angaben von G. Becker (1966 a) wurden zu jeder Gruppe von Arbeitern rd. 20 % Soldaten gegeben. Aus vorausgegangenen Untersuchungen und aus den Ergebnissen von G. Becker (1967) ging hervor, daß die Fraßaktivität bei über 30° C liegenden Temperaturen immer geringer wird und eine Temperatur von 34° C schnell zu einer Schädigung der Tiere führt. Daher wurde als oberste Temperaturstufe bei beiden Arten 32° C gewählt.

Eine Untersuchung der Gärkammer erfolgte nach 4 Wochen, wobei ebenfalls wie bei *H. indicola* alle drei in den *Coptotermes*-Arten lebenden Symbionten-Arten gezählt wurden.

Die Versuchsgruppen gewöhnten sich nur schlecht an ihre neue Umgebung und die geänderten Temperaturverhältnisse. Schon nach 3 Wochen waren bei beiden Arten alle Versuchstiere in 18° C eingegangen. Bei *C. niger* starben im Laufe von 4 Wochen sogar auch alle Versuchstiere in 22° C. Aber auch 32° C wurde von beiden Arten nicht gut vertragen. Gegenüber den Tieren in 26° und 30° C, die eine normale Bauaktivität (mit Galeriebau bei den Gruppen von *C. amanii*) aufwiesen und kein Fett in ihren Abdomina bildeten, sahen die Gruppen in 32° C

schon nach rd. 2—3 Wochen geschädigt aus. Nach 4 Wochen waren rd. 50 % der Arbeiter gestorben und bei den meisten noch lebenden waren Anfänge von Fettkörpern in ihren Abdomina zu erkennen. Aber auch in den Temperaturstufen 26° und 30° C starb bei beiden Arten ein relativ hoher Prozentsatz der Arbeiter (rd. 20—30 %). Die durchschnittlichen Gewichte der Individuen und der Gärkammern nach 4 Wochen Versuchszeit (Abb. 36 und 37) veranschaulichen die strenge Anpassung beider



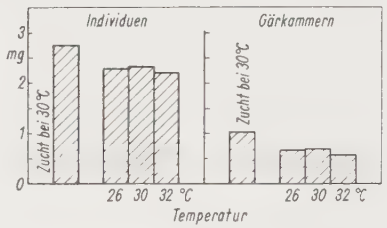




Abb. 36. *Coptotermes amanii.* Durchschnittliche Gewichte der Individuen und Gärkammer nach 4 Wochen Versuchsdauer.

Abb. 37. *Coptotermes niger.* Durchschnittliche Gewichte der Individuen und

Arten an die Temperatur, bei der sie in Berlin-Dahlem gehalten werden. Bei sowohl *C. amanii* als auch *C. niger* waren die Individuen- und die Gärkammergewichte bei 30° C am höchsten (besonders stark bei *C. amanii* ausgeprägt).

Damit war der Temperaturbereich, in dem die Symbionten untersucht werden konnten (bei der Forderung, daß die Wirtstiere von der jeweiligen Temperatur weitgehend ungeschädigt bleiben) sehr klein. Auch eine weitere Untersuchung über 4 Wochen hinaus erwies sich in diesem Rahmen der Versuchsanordnung als nicht sinnvoll. Die Ergebnisse können daher nur als erste Hinweise dienen.

Die Temperaturverträglichkeit der Darmsymbionten stimmte weitgehend mit der ihrer Wirte überein (Abb. 38). Bei 30° C wurden bei beiden Arten bis auf eine Ausnahme die meisten Symbionten gezählt. Nur *Holomastigotoides* spec. in *C. amanii* war in 32° C noch häufiger als in 30° C vorhanden, während von den beiden anderen Protozoen-Arten in dieser Temperatur noch weniger als in 22° C gezählt wurden. Diese Termiten-Art hat also, auch wenn sie länger in 32° C lebt, eine größere Menge von cellulosespaltenden Symbionten zur Verfügung. Es ist jedoch denkbar, daß bei Einwirkung dieser Temperatur über 4 Wochen hinaus auch die Menge von *Holomastigotoides* abnimmt und unter den Wert bei 30° C sinkt, so wie dies bei *H. indicola* (zeitlich verschoben) beobachtet wurde.

Dagegen wurden bei *C. niger* in 32° C die wenigsten Darm-Flagellaten von allen Temperaturstufen gefunden. Diese Art ist also offensichtlich

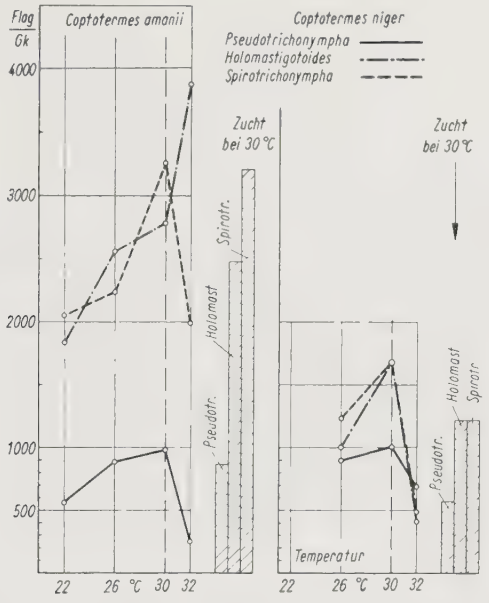



Abb. 38. *C. amanii* und *C. niger*. Mengenverhältnisse der Symbionten nach 4 Wochen Versuchsdauer.

gegenüber Temperaturen von über 30° C noch empfindlicher als *C. amanii*, so daß das Temperaturspektrum, in dem *C. niger* längere Zeit ohne größere Beeinträchtigungen zu leben vermag, offenbar noch kleiner als bei *C. amanii* ist.

Ein Vergleich mit den Ergebnissen an *H. indicola* zeigt die enge Übereinstimmung des Temperaturverhaltens der Symbionten des „Heterotermes-Coptotermes"-Typs. In allen drei Termiten-Arten wurde von jeder der drei in ihnen lebenden Symbionten-Arten ein Temperaturbereich um 30° C (bei *H. indicola* etwas höher) bevorzugt, während die durchschnittliche Anzahl nach den höheren und tieferen Temperaturstufen stark abnahm. Dieses Verhalten war unabhängig von der Temperatur, bei der die Termiten zuvor aufgewachsen waren, zu beobachten. Die Angaben stimmen mit denen G. Beckers (1967) über die günstigsten Temperaturen für die Fraßaktivität von *H. indicola* und vor allem von *C. amanii* überein.

Damit ist die Verbreitung dieser drei Termiten-Arten in vorwiegend tropischen Zonen erklärlich. Nur *H. indicola* kann sich auch in zeitweise kühleren Klimaten (s. Abschn. 3.1.) halten.

Sofern die Temperaturen längere Zeit weit über oder unter dem Optimum liegen und damit auch die beschränkte Temperaturregelung durch die Gesamtheit des Termitennestes nicht mehr ausreicht, sind durch den

Ausfall der Symbionten hungerähnliche Bedingungen für die Termiten zu erwarten.

### 5.7. *Reticulitermes*-Arten

#### 5.7.1. *Reticulitermes santonensis*

Als Beispiel für den Darmfaunentyp „Reticulitermes" wurde zunächst *R. santonensis* ausgewählt.

Aus den Ergebnissen von in 34° C gehaltenen Gruppen ging hervor (Abschn. 4.1.), daß diese Temperatur bald zu Defaunierungen der Gärkammer führt, so daß als oberste Temperaturgrenze, in der diese Termiten ohne Beeinträchtigungen zu leben vermögen, 32° C in Frage kam.

Jeder Versuchsgruppe bestand aus 40 gleich großen Tieren der Arbeiterkaste, 2 Soldaten und 2 Nymphen. Untersucht wurde nach 4, 8 und 16 Wochen.

*R. santonensis,* die gewöhnlich unter normalen Fraß- und Feuchtigkeitsbedingungen intensiv Gänge in die Erde baut, hielt sich in allen Temperaturstufen über den Zeitraum der Versuchsdauer sehr gut, vor allem dann, wenn die Nester der Gruppen möglichst wenig geöffnet wurden. Bis auf eine normale Ausfallrate von 3—5 Arbeitern je Ansatz traten keine größeren Tierverluste ein. Auch fiel in keiner Temperaturstufe eine Gruppe aus, und noch mehrere Monate über die Versuchszeit hinausgehend zeigten die noch aufbewahrten Reste der Gruppen keinerlei Schädigungen.

In allen Tuben wurde um das in der Erde steckende Futterholz ein reich verzweigtes Gangsystem gebaut, dessen Wände die Tiere mit Kotmaterial ausgekleidet hatten. Bei fast allen Gruppen war die gesamte Wand und der Deckel des Versuchsgefäßes mit Erd- und Kotmaterial beklebt und eine oder zwei Galerien (z. T. mehr bei 30° C) verliefen an der Tubenwand hoch und um das Deckelinnere herum.

Da nur die Individuen in 32° C gegen Ende der 16 Wochen ein wenig Fett in ihren Abdomina gebildet hatten, geben die durchschnittlichen Gewichte der Einzeltiere — bis auf den Wert von 32° C — einen guten Anhaltspunkt für die Temperaturverträglichkeit der einzelnen Gruppen über den Gesamtzeitraum von 16 Wochen. Mehr noch sagen die durchschnittlichen Gärkammergewichte aus (Abb. 39).

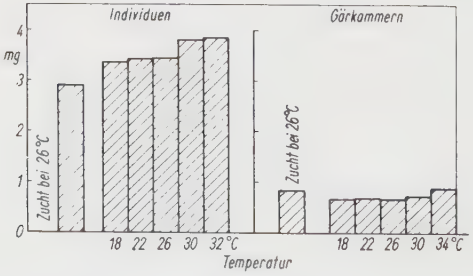



Abb. 39. *Reticulitermes santonensis.* Durchschnittliche Gewichte der Individuen und Gärkammern im Gesamtzeitraum von 16 Wochen Versuchsdauer.

Aus der Abb. ist zu erkennen, daß auch bei *R. santonensis*, wie bei den zuvor beschriebenen Arten, die Werte der unmittelbar aus der Zucht entnommenen Tiere — wohl aus den gleichen Gründen — nicht mit den Werten der aus den Versuchsgruppen stammenden Termiten übereinstimmten.

Bei den 5 Temperaturstufen liegen sowohl die Werte der Gärkammer — als auch die der Individuengewichte mit einem Gewichtsverhältnis von 1 : 5 nahezu gleich hoch. Nur die Werte bei 30° C (Gew.-Verhältnis 1 : 5,25) und 32° C liegen höher, wobei gerade in 32° C das Gewichtsverhältnis von 1 : 4,3 besonders stark von den anderen abweicht. Hier scheint das hohe Gärkammergewicht vor allem von der gefundenen ungewöhnlich großen Menge von nicht abgebauten Holzpartikeln, die die Gärkammer erweiterten, abzuhängen.

Aus der Arten-Vielfalt der Gärkammerfauna von *R. santonensis* wurden die für die Cellulose-Verdauung wichtigsten und am häufigsten vertretenen Flagellaten-Arten *Trichonympha agilis, Spirotrichonympha kofoidi,* weiterhin *Pyrsonympha major* und die beiden Arten *Dinenympha gracilis* und *D. fimbriata* gezählt. Die Ergebnisse sind in der Abb. 40 wiedergegeben.

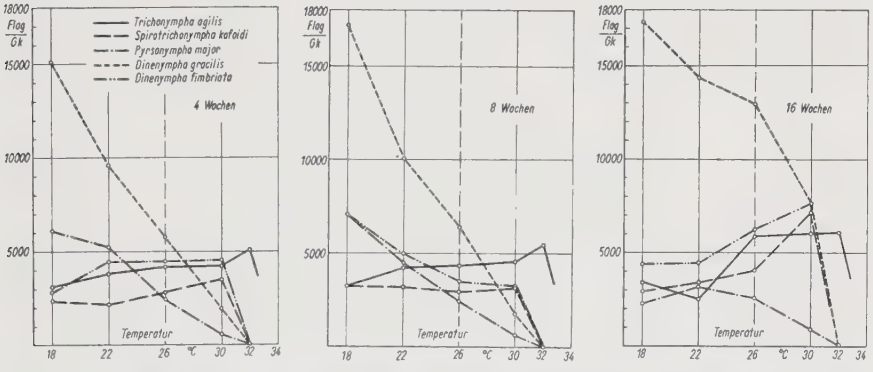



Abb. 40. *Reticulitermes santonensis.* Mengenverteilung der Flagellaten nach 4, 8 und 16 Wochen Versuchsdauer.

Gegenüber dem sehr ähnlichen Verhalten aller 3 Symbionten von *Heterotermes indicola* verhielten sich die einzelnen Flagellaten-Arten von *R. santonensis* sehr unterschiedlich in den 5 Temperaturbereichen.

Ein Vergleich der Kurven in Abb. 40 untereinander und mit den aus der Zucht bei 26° C ermittelten Werten (Abb. 41 rechts) zeigt auch hier bei allen Temperaturen eine über den gesamten Versuchszeitraum gehende Schwankung der durchschnittlichen Flagellaten-Mengen. Sie ist jedoch für die einzelnen Arten unterschiedlich stark ausgeprägt und läßt neben den schon genannten Gründen (s. S. 9) Beziehungen der einzelnen Partner dieser Gärkammerfauna untereinander erkennen.

Zunächst seien die beiden nahe verwandten Arten *T. agilis* und *S. kofoidi* betrachtet. Beide Arten vermehrten sich in den höheren Temperaturen stärker als in den unteren Bereichen. Neben einer allgemeinen Zunahme der Individuenzahl in allen 5 Temperaturstufen im Verlauf von 16 Wochen prägte sich bei *T. agilis* ein Maximum der Vermehrungsrate in 32° C und bei *S. kofoidi* in 30° C aus. Dies ist gerade bei *T. agilis* bemerkenswert, weil sich diese Art, wie die Vorversuche ergaben, bei ungünstigen Bedingungen (z. B. zu hohe Temperatur, Hungerbedingungen) als besonders empfindlich erwiesen hatte und immer zuerst ausgefallen war. Außerdem steht dieser hohen Vermehrungsrate der völlige Ausfall der anderen Arten gegenüber.

Gerade *T. agilis* war dagegen in den Temperaturen 26° und 30° C und zunächst auch in 22° C fast gleich häufig vertreten. (Der nach 16 Wochen bei 22° C gefundene tiefe Wert kann durch einen vorübergehend aufgetretenen schwachen Befall von *Aspergillus niger* in einigen Tuben herrühren.) Nur in 18° C vermehrte sich diese Art weniger als in den anderen Temperaturen.

*S. kofoidi*, die auch bei 18° C am wenigsten vertreten war, vemehrte sich im Laufe von 16 Wochen gerade in den oberen Temperaturen immer stärker, während nach 4 Wochen nahezu gleiche Mengen in 18°, 22°, 26° und 30° C gezählt wurden.

Völlig anders verhielten sich die aus der Familie Pyrsonymphidae stammenden Arten.

Hier sei zuerst *Pyrsonympha major* betrachtet, der neben *T. agilis* größte Flagellat in *R. santonensis*. Größere Schwankungen der durchschnittlichen Individuenzahl im Verlauf von 16 Wochen traten nur bei den beiden unteren Temperaturstufen und hier vor allem bei 18° C ein. So nahm bei den Versuchsgruppen in dieser Temperatur die Menge von *P. major* in den ersten 4 Wochen immer stärker zu und sank dann nach 16 Wochen unter den Wert von 22° C ab. Dennoch ist aus dem Verlauf der Verteilungskurven nach den 3 Versuchszeiten zu erkennen, daß *P. major* sich in tieferen Temperaturen stärker als in höheren Temperaturen vermehrt, ja daß gerade bei 30° C, in der *S. kofoidi* besonders viel gefunden wurde, nur bis höchstens 1 000 Individuen je Gärkammer gezählt werden konnten.

Noch stärker ausgeprägt ist dieses Verhalten bei *Dinenympha gracilis*, die unabhängig von den Schwankungen im Verlauf der Versuchszeit gerade bei 18° C in weit größerer Menge vorhanden war als alle anderen Arten in dieser Temperaturstufe zusammen.

Ein solch ausgeprägtes Verhalten gegenüber den einzelnen Temperaturbereichen konnte bei *D. fimbriata* nicht gefunden werden. War diese Art nach 4 Wochen in den 3 mittleren Temperaturstufen gleich stark

vertreten, so erfolgte eine stärkere Vermehrung nach 8 Wochen im Bereich der tieferen, aber nach 16 Wochen wieder im Bereich der höheren Temperaturen.

Die aus den jeweils sich entsprechenden Kurvenpunkten für die einzelnen Arten nach 4, 8 und 16 Wochen gemittelten Werte (Abb. 41) zeigen den von den allgemeinen Schwankungen unabhängigen Einfluß der Temperatur auf die Vermehrung der Symbionten von *R. santonensis*. *D. fimbriata* ist hier nahezu gleichmäßig verteilt, hat ein kleines Maximum der Vermehrung bei 30° C und fällt in 32° C völlig aus.

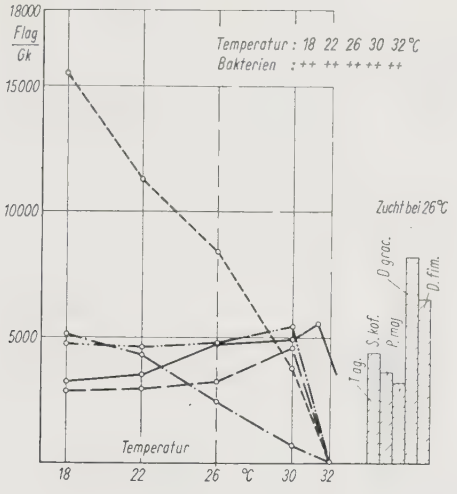



Abb. 41. *Reticulitermes santonensis*. Durchschnittliche Mengenverteilung der Flagellaten über den Gesamtzeitraum von 16 Wochen.

Es ist weiterhin zu erkennen, daß außer der Temperatur und natürlich auch den physiologischen Gegebenheiten als übergeordneten Faktoren zweifelsohne auch die Beziehung der Arten zueinander eine Rolle bei der Verteilung der Individuenmengen spielen kann. So ist es auch bei *R. santonensis* denkbar, daß der Ausfall oder die Verminderung der Zahl der Individuen eines Symbionten die Vermehrungsrate eines anderen begünstigt, so daß dem Wirt in einem bestimmten Temperaturbereich immer eine ausreichend große Zahl von celluloseabbauenden Protozoen zur Verfügung steht. Dies fällt im vorliegenden Beispiel vor allem bei *T. agilis* und *S. kofoidi* auf der einen und *P. major* und *D. gracilis* auf der anderen Seite auf, während *D. fimbriata* eine Zwischenstellung einnimmt und von der Temperatur weitgehend unbeeinflußt bleibt.

Dadurch ist es erklärlich, daß *R. santonensis* für die bei rd. 28° C die stärkste und eine linear nach 20° C hin abfallende Fraßtätigkeit ermittelt wurde (G. Becker, 1967), in einem relativ großen Temperaturbereich ohne Schaden zu leben vermag, wobei die Vermehrungsrate der Symbionten nicht direkt abhängig von dem Maß der Fraßaktivität der Wirtstiere ist. Die sich den jeweiligen Temperaturverhältnissen anpassende Darmfauna ermöglicht eine Verbreitung auch in kühleren Zonen.

Entsprechend temperaturunabhängig verhielt sich auch die Gesamtheit der Bakterien (Ergebnisse in Abb. 41).

### 5.7.2 *Reticulitermes lucifugus*

Die unter gleichen Bedingungen wie bei *R. santonensis* gehaltenen Versuchsgruppen bestanden ebenfalls aus je 40 gleich großen Arbeitern. Soldaten und Nymphen konnten nicht beigegeben werden, da nicht genügend Tiere zur Verfügung standen. Aus zeitlichen Gründen konnte die erste Untersuchung der Gärkammerinhalte erst nach 8 und eine weitere nach 12 Wochen durchgeführt werden.

*R. lucifugus* verhielt sich im Vergleich zu *R. santonensis* empfindlicher gegenüber den Temperaturstufen. Gegen Ende der Versuchszeit fielen bei 32° C zwei Ansätze aus. Eine weitere Gruppe ging in der 22°-Stufe durch Pilzbefall des Futterholzes (*Aspergillus niger* und *A. flavus*) ein.

Bei den übrigen Gruppen wurden ebenso wie bei *R. santonensis* umfangreiche Gangsysteme (bei 26° C am intensivsten) gebaut, und die Individuen zeigten eine normale Agilität. bis auf die Tiere bei 32° C, bei denen von der 9. bis 10. Woche an schwach Fettkörper gebildet wurden, behielten alle Individuen, wie die Kontrollen, die direkt dem Nest entnommen wurden, dicke Abdomina. Nur bei den Gruppen in 30° und 32° C waren im Verlauf von 12 Wochen durchschnittlich 10—12 Arbeiter gestorben, während in den anderen höchstens 4—5 Tiere eingegangen waren.

Diese etwas erhöhte Ausfallrate steht im Einklang mit den Untersuchungen von G. Becker und D. Puchelt (1961) und G. Schultze-Dewitz (1961), die fanden, daß *R. lucifugus* bei Störungen allgemein empfindlicher als *R. santonensis* oder *R. flavipes* reagiert.

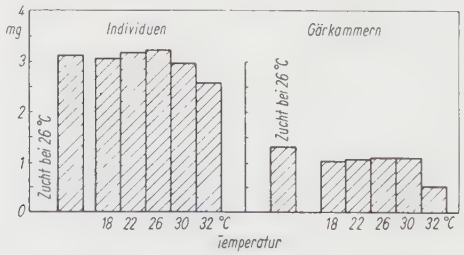



Abb. 42. *Reticulitermes lucifugus*. Durchschnittliche Gewichte der Individuen und Gärkammern im Zeitraum von 12 Wochen Versuchsdauer.

So ergaben zwar die Wägungen der Individuen aus 18°, 22° und 26° C gegenüber den Kontrollen nur wenig Unterschiede (Abb. 42). Die höhere Ausfallrate aber und die geringeren Tiergewichte bei 30° C und vor allem bei 32° C lassen jedoch den Schluß zu, daß *R. lucifugus* auch bei stärkeren Temperaturerhöhungen empfindlicher reagiert als *R. santonensis*. Dies war bei 32° C am ausgeprägtesten. Lag das durchschnittliche Gewicht der Gärkammern bei *R. santonensis* hier noch über dem „Normal"-Wert (bei Tieren direkt aus der Zucht) und ließ — neben der stärkeren Vermehrung von *T. agilis* — eine erhöhte Fraßtätigkeit erkennen, so wurden bei *R. lucifugus* in dieser Temperatur nur etwa halb so schwere Gärkammern gewogen (Abb. 42).

Aus der Vielzahl der Arten wurden nur diejenigen gezählt, die in größerer Zahl in der Gärkammer lebten und leicht zu bestimmen waren. Im Gegensatz zu *R. santonensis* war *D. gracilis* nur wenig vertreten und eignete sich nicht gut für eine Zählung. Auch konnte *D. exilis* nicht immer genau bestimmt werden. Diese Art wurde daher mit einer anderen *Dinenympha*-Art *(D. vacuolata?)*, die sehr ähnlich aussah, zusammengezählt.

Weitere Zählungen erfolgten von *T. agilis*, *S. flagellata* und *P. flagellata*. Die Ergebnisse nach 8 und 12 Wochen sind in Abb. 43 zusammengefaßt.

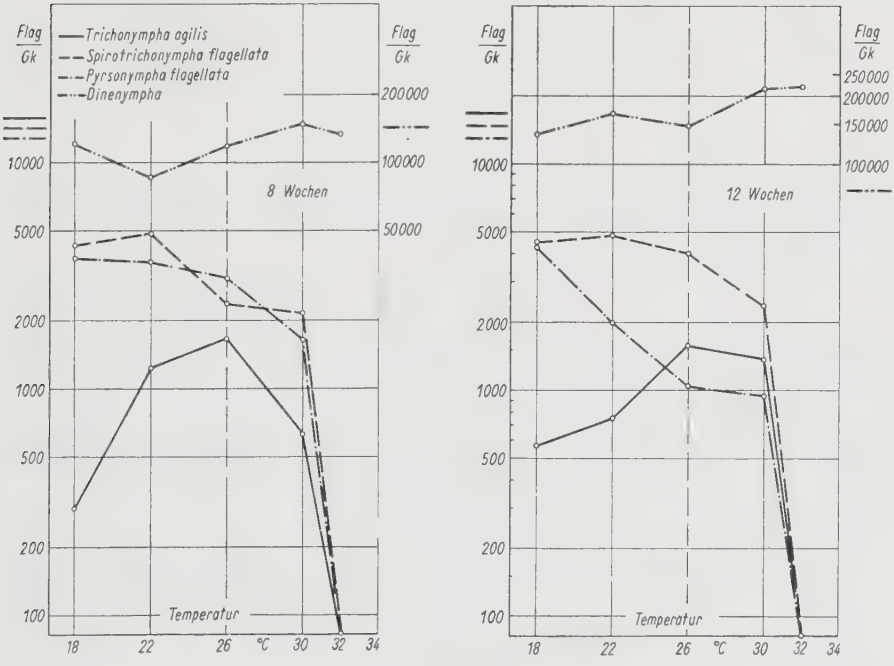



Abb. 43. *Reticulitermes lucifugus*. Mengenverteilung der Flagellaten nach 8 und 12 Wochen Versuchsdauer.

*T. agilis* zeigte im Vergleich zu den Ergebnissen bei *R. santonensis* ein völlig anderes Verhalten in den einzelnen Temperaturstufen. So fiel allgemein die geringere Zahl der Individuen auf, die bei 18° C weit unter 1 000 lag und bei 26° C mit 1 600 Individuen ihr Maximum hatte. Ein Ansteigen der durchschnittlichen Menge von 26° nach 32° C, wie dies bei *R. santonensis* der Fall war, fand hier also nicht statt, und gerade bei 32° C wurden in *R. lucifugus* überhaupt keine Flagellaten dieser Art mehr gefunden. Auch bei 30° C vermehrte sich *T. agilis* zwar im Laufe von 12 Wochen stark, die Menge blieb jedoch unter dem Wert von 26° C. Bei 18° C und 22° C regulierte sich die Vermehrungsrate ein. So „erholte" sich *T. agilis* bei 18° C offensichtlich in der 8. bis 12. Woche von der anfänglich stärkeren Beeinflussung durch den Temperaturabfall von 26° auf 18° C, indem die durchschnittliche Menge etwas anstieg, während die Temperaturdifferenz von 26° nach 22° C die Vermehrungsrate zunächst wenig beeinflußte. Erst nach 12 Wochen war deutlich zu erkennen, daß auch die durchschnittliche Menge der Individuen bei 22° C ebenfalls wie bei 18° C, wenn auch nicht so stark, weit unter dem Wert von 26° C zurückblieb.

Die zusammengefaßten Ergebnisse beider Untersuchungen (Abb. 44) ergeben bei *T. agilis* einen Kurvenverlauf, der nahezu linear von 18° C und von 30° C nach 26° C zu ansteigt und von 30° C nach 32° C schroff abfällt. Ein Vergleich mit den Werten, die an Tieren aus der Zucht bei 26° C gewonnen wurden (Abb. 44 rechts) zeigt, daß sowohl die durchschnittlich gezählte Menge bei 22° C als auch bei 30° C mit dem Wert von 26° C aus der Zucht übereinstimmt. Die relativ starken Schwankungen der Werte bei 22° C und besonders bei 30° C im Verlauf von 12 Wochen lassen jedoch vermuten, daß diese Übereinstimmung mehr oder weniger zufällig ist.

Auch *S. flagellata* verhielt sich anders als *S. kofoidi* in *R. santonensis*. Die Art vermehrte sich in den tieferen Temperaturen wesentlich stärker als in den höheren. Zudem waren die Werte in allen Temperaturstufen nach 12 Wochen nahezu gleich denen nach 8 Wochen.

Eine größere Schwankung der Vermehrungsrate war nur bei 26° C zu beobachten. (Der aus den beiden Werten gebildete Mittelwert liegt jedoch auf der zwischen 22° und 30° C gezogenen Geraden und stimmt außerdem mit dem entsprechenden Wert aus den Kontrollen überein.)

Die relativ stabilen Zahlenverhältnisse über den Zeitraum von 12 Wochen zeigen gerade bei dieser Art eine deutliche, von anderen Faktoren wahrscheinlich weitgehend unbeeinflußte Abhängigkeit der Vermehrung von der Temperatur.

Ein ähnliches Verhalten wurde bei *P. flagellata* gefunden, die in diesen aus Italien (Frankavilla) stammenden Termiten in ungewöhnlich großen Exemplaren vorhanden war.

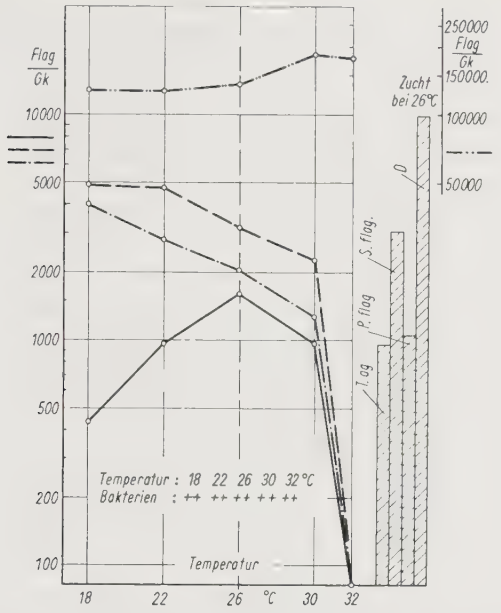



Abb. 44. *Reticulitermes lucifugus*. Durchschnittliche Mengenverteilung der Flagellaten im Gesamtzeitraum von 12 Wochen.

Wie auch *P. major* (und auch *S. flagellata*) vermehrte sich dieser Flagellat in tieferen Temperaturen bedeutend stärker als in höheren. So fiel er ebenfalls bei 32° C völlig aus, und die durchschnittliche Menge der Individuen nahm — trotz der Unterschiede zwischen den Werten nach 8 und 12 Wochen — von 30° und 18° C fast linear zu.

Das Verhalten der *Dinenympha*-Arten ist ein weiteres Beispiel dafür, daß (gerade bei *Reticulitermes*) eine bestimmte Temperaturabhängigkeit der Vermehrungsrate der Symbionten offensichtlich nicht immer gattungs- oder sogar auch art-spezifisch zu sein braucht. So fällt neben der außerordentlich großen Zahl von über 100 000 Individuen je Gärkammer (bei *R. santonensis* höchstens 25 000 *Dinenympha*-Individuen je Gärkammer) auf, daß sich im Gegensatz zu dem deutlich ausgeprägten Ansteigen der Vermehrungsrate von *D. gracilis* in den tieferen Temperaturen (bei *R. santonensis*) *D. exilis* (und die dazugezählte *Dinenympha*-Art) mehr in den höheren Temperaturen vermehrt. Unabhängig von den unterschiedlichen Werten der beiden Untersuchungen wurde bei 30° und 32° C die weitaus größte Menge von *Dinenympha*-Flagellaten gezählt.

Damit stehen den Arbeitern von *R. lucifugus* in einer Temperatur von 32° C nur *Dinenympha*-Flagellaten für die Cellulose- Verdauung zur Verfügung. Es ist jedoch denkbar, daß hier auch einige Formen der in unverminderter Menge vorkommenden Bakterien (Abb. 44) einen Teil der Cellulose aufschließen, zumal die hier nicht gezählten Flagellaten in *R. lucifugus* nur in geringer Zahl vorkommen und offensichtlich eine untergeordnete Rolle spielen.

Wenn auch bei *R. lucifugus* in den einzelnen Temperaturbereichen (vor allem in den unteren) ein jeweils unterschiedliches Gleichgewicht der Individuenzahl der Symbionten-Arten zu erkennen ist, kann dennoch aus den Ergebnissen allgemein entnommen werden, daß der Temperaturbereich für die günstige Entwicklung der Darmfauna dieser Termite nach oben hin eng begrenzt ist. Gerade über 30° C liegende Temperaturen scheinen die beiden Partner dieser Lebensgemeinschaft so zu beeinflussen, daß zwar noch keine vollständige Defaunierung des Hinterdarms eintritt, aber hungerähnliche Verhältnisse entstehen, die die Zahl der Symbionten stark reduzieren (s. Abschn. 4.2.). Damit erwies sich *R. lucifugus* trotz ihrer Verbreitung im gemäßigten bis subtropischen Mittelmeerraum durch ihre Symbionten als wärmeempfindlicher als *R. santonensis*. Dies stimmt auch mit der erhöhten Sterberate der Wirtstiere bei 30° und 32° C überein und zeigt einen deutlichen Unterschied zu *R. santonensis*.

### 5.7.3. *Reticulitermes flavipes*

Die Größe der Versuchsgruppen entsprach den zuvor beschriebenen *Reticulitermes-Arten*. Wie bei *R. lucifugus* erfolgten die Untersuchungen 8 und 12 Wochen nach Versuchseinsatz.

*R. flavipes* gilt nach Versuchen mit Tieren aus Hamburg ebenfalls wie *R. lucifugus* als anfälliger beim Umsetzen von Gruppen in eine neue Umgebung als *R. santonensis*. (G. Becker und D. Puchelt, 1961.)

Auch bei den Tieren aus South Carolina lag die durchschnittliche Sterblichkeit mit etwa 5—10 Individuen bei 30° C und 10—15 Individuen je Gruppe bei 32° C höher als bei *R. santonensis*. In 26° C starben die Versuchstiere einer Gruppe bis auf 10 Termiten ab (während bei den anderen Gruppen in dieser Temperatur kaum Verluste beobachtet wurden). In den meisten Ansätzen aus allen Temperaturstufen hatten sich 1—2 Arbeiter in Ersatzgeschlechtstiere umgewandelt. Fettkörper bildeten sich nur bei den Termiten in 32° C. In allen Tuben war ein umfangreiches Gangsystem (bei 30° und 32° C mit einigen Galerien) gebaut worden.

Ein Vergleich der durchschnittlichen Gewichte der Individuen und der Gärkammern über den Zeitraum von 12 Wochen zeigt eine weitgehende Ähnlichkeit mit den Werten der zuvor beschriebenen Arten (Abb. 45).

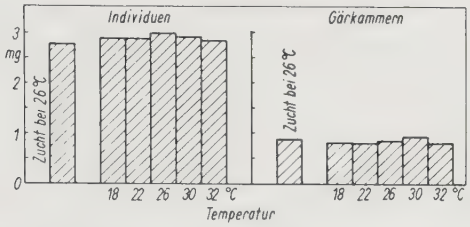



Abb. 45. *Reticulitermes flavipes.* Durchschnittliche Gewichte der Individuen und Gärkammern im Zeitraum von 12 Wochen Versuchsdauer.

So lagen die Individuen-Gewichte bei *R. flavipes* in etwa gleicher Höhe wie bei *R. lucifugus* und sanken ebenso, wenn auch schwächer ausgeprägt, von 26° C nach oben und nach unten hin ab. Dagegen lagen die Gärkammergewichte bei den Termiten aus 18° bis 30° C und den direkt aus der Zucht entnommenen Tieren etwa gleich hoch mit den entsprechenden Werten bei *R. santonensis.* Die größere Empfindlichkeit in 32° C zeigte sich jedoch, wie bei *R. lucifugus,* in den hier am tiefsten liegenden Werten sowohl des Individuen- als auch des Gärkammergewichtes.

Auf den ersten Blick sehen sich die Darmfaunen der hier untersuchten Tiere von *R. flavipes* und *R. santonensis* sehr ähnlich. In beiden Termiten lebten im Verhältnis zu *R. lucifugus* relativ viele Trichonymphiden und Pyrsonymphiden. Auch die Menge der Dinenymphiden liegt in etwa gleicher Größenordnung. Dadurch, daß es sich bei den großen Symbionten meist um die gleichen Arten handelt, ist eine Verwechslung der Darmfaunen beider Termiten-Arten leicht möglich. Es wurden auch hier die am häufigsten vertretenen Arten gezählt: *T. agilis, S. kofoidi, P. major* und *D. gracilis.*

Eine Ähnlichkeit dieser beiden Termiten wurde auch im Verhalten der Symbionten gegenüber den 5 Temperaturstufen gefunden. Die Ergebnisse nach 8 und 12 Wochen Versuchszeit sind in Abb. 46 zusammengefaßt.

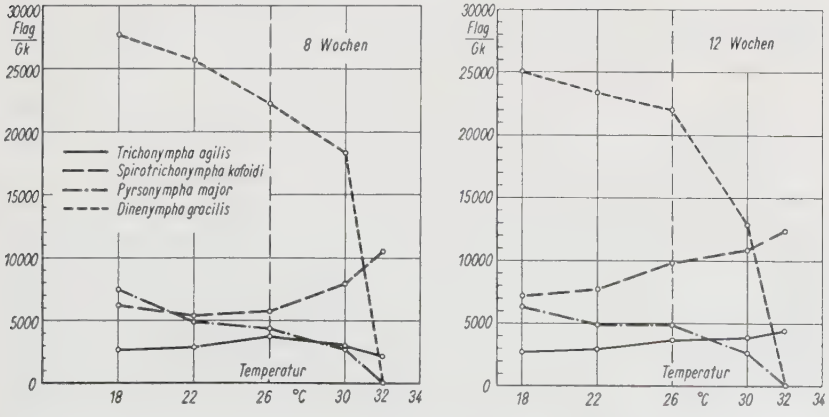



Abb. 46. *Reticulitermes flavipes.* Mengenverteilung der Flagellaten nach 8 und 12 Wochen Versuchsdauer.

Es fällt zunächst das Verhalten von *D. gracilis* auf, die wie bei *R. santonensis* eine große Empfindlichkeit gegenüber den höheren Temperaturen aufwies und sich entsprechend bei 18° C am stärksten und zu den höheren Temperaturen hin in immer geringerer Zahl vorhanden war. Dabei lagen die Zahlenwerte aller Temperaturstufen nach 12 Wochen durchschnittlich etwas unter denen nach 8 Wochen. Sie fiel ebenfalls wie bei *R. santonensis* in 32° C völlig aus.

Die in Abb. 47 aus den beiden Untersuchungen zusammengefaßten Ergebnisse zeigen eine noch stärker als bei *R. santonensis* ausgeprägte Bevorzugung der tieferen Temperaturbereiche. (Bei der gleichen in *R. lucifugus* vorkommenden Art konnte wegen der schwierigen Unterscheidung von anderen *Dinenympha*-Arten kein auffallendes Ansteigen der Menge in den tieferen Temperaturen beobachtet werden. Es ist jedoch denkbar, daß dies auch hier, wenn auch schwächer ausgeprägt, der Fall ist.)

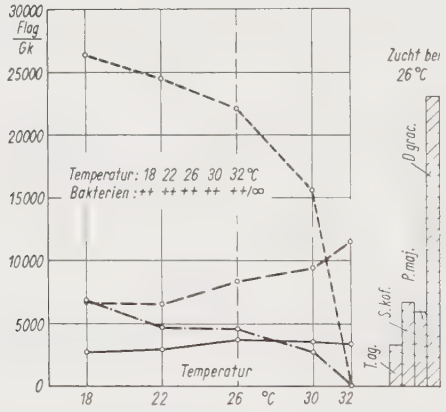



Abb. 47. *Reticulitermes flavipes*. Durchschnittliche Mengenverteilung der Flagellaten im Gesamtzeitraum von 12 Wochen.

Auch *P. major* verhielt sich wie in *R. santonensis* (und *P. flagellata* in *R. lucifugus*), wenngleich auch die Schwankungen der Vermehrungsrate nach den beiden Untersuchungszeiten geringer waren.

Bei *S. kofoidi* fiel das Verhalten in den hohen Temperaturstufen auf. Lag bei den Individuen dieser Art in *R. santonensis* das Maximum der durchschnittlichen Anzahl bei 30° C, während in 32° C keine Individuen mehr vorhanden waren, so vertrug *S. kofoidi* in *R. flavipes* 32° C offensichtlich noch besser als 30° C. Damit übernahm diese Art, wie aus dem Kurvenverlauf in Abb. 47 zu erkennen ist, bei 32° C in gewissem Maße die Rolle von *T. agilis*, die hier über den Gesamtzeitraum von 12 Wochen durchschnittlich weniger vertreten war als in 30° C (bei *R. santonensis* umgekehrt).

Bei den Werten nach 8 Wochen dagegen fällt auf, daß *T. agilis* wie in *R. lucifugus* bei 26° C am häufigsten und nach den oberen und unteren Temperaturen hin weniger vorhanden war. Erst nach 12 Wochen prägte sich eine von 18° nach 32° C hin steigende nahezu lineare Abhängigkeit der Durchschnittsmenge von der Temperatur aus.

Wie auch bei den anderen beiden *Reticulitermes*-Arten besteht ein Unterschied bei den Versuchsgruppen in 26° C gezählten Symbionten-Mengen (und auch der Individuen- und Gärkammergewichte) zu den Werten, die an den Kontrollen aus der Zucht bei 26° C ermittelt worden waren (Abb. 47).

Bei den Bakterien konnte mit der hier angewendeten Methode bis auf eine stärkere Vermehrung bei 32° C keine besonders ausgeprägte Abhängigkeit der Vermehrung von der Temperatur gefunden werden (in Abb. 47 enthalten).

Ein Vergleich des Verhaltens aller hier gezählten Symbionten-Arten untereinander läßt ganz ähnlich wie bei *R. santonensis* und z. T. auch bei *R. lucifugus* erkennen, daß die Gesamtheit des Symbionten-Bestandes durch die unterschiedliche Bevorzugung einzelner Temperaturbereiche ein weitgehend temperaturunabhängiges System darstellt. Es erklärt die weite Verbreitung dieser Termiten-Art in N.-Amerika, also in Klimaten mit z. T. starken Temperaturschwankungen, und den jahrelangen, hartnäckigen Befall in einem Hamburger Stadtteil.

Dem Absinken der durchschnittlichen Menge einer oder zweier Arten in einer hohen (oder tiefen) Temperatur steht immer ein Ansteigen der Individuen-Menge einer oder zweier Arten in der gleichen Temperatur entgegen. Hierbei verhalten sich ähnlich wie bei *R. santonensis* die zu der Familie Pyrsonymphidae gehörenden Arten wie Antipoden zu den sich nahestehenden Arten *T. agilis* und *S. kofoidi*.

Außergewöhnlich viele freie, in der Gärkammerflüssigkeit verteilte Holzteilchen, wie sie bei den Versuchstieren aus 32° C gefunden wurden, weisen darauf hin, daß 32° C nahe der oberen Grenze der Temperaturverträglichkeit dieses „symbiontischen Systems" liegt, bei deren Überschreitung der Cellulose-Abbau offensichtlich nicht mehr in genügendem Umfang gewährleistet wird.

### 5.7.4. *Reticulitermes hesperus* und *R. tibialis*

Die Größe der Versuchsgruppen beider Arten entsprach den zuvor beschriebenen *Reticulitermes-Arten*. Wegen der geringen Feuchtigkeitsansprüche von *R. tibialis* wurde das Futterholz und die Erde für die Ansätze von dieser Art nur auf 30 % des Trockengewichtes angefeuchtet. Die Untersuchungen der Gärkammerinhalte erfolgten nach 4, 8 und 12 Wochen.

Die beiden in Nordamerika wegen ihrer unterschiedlichen Feuchtigkeitsbedürfnisse unter meist verschiedenen ökologischen Gegebenheiten lebenden Termiten-Arten eignen sich zu einem Vergleich, weil in ihnen die gleichen Darmsymbionten vorkommen (s. Tab. 2). Trotz dieser Identität der Gärkammerfaunen sind die in Berlin-Dahlem lebenden Kolonien leicht anhand der

mengenmäßigen Verteilung ihrer Symbionten zu unterscheiden. Gerade bei den hier gezählten hauptsächlich vertretenen drei Arten *Trichonympha agilis*, *Pyrsonympha major* und *Dinenympha* spec. (mit großer Wahrscheinlichkeit handelt es sich um *D. gracilis*) fällt die unterschiedliche Anzahl vorkommender Individuen in den beiden Termiten-Arten auf.

Wie Abb. 48 zu entnehmen ist, liegt vor allem die Anzahl von *D.* spec. in *R. hesperus* durchschnittlich sechsmal so hoch wie in *R. tibialis*. Auch *P. major* ist häufiger vorhanden, während dagegen die Zahl von *T. agilis*-Individuen bei *R. tibialis* höher liegt.

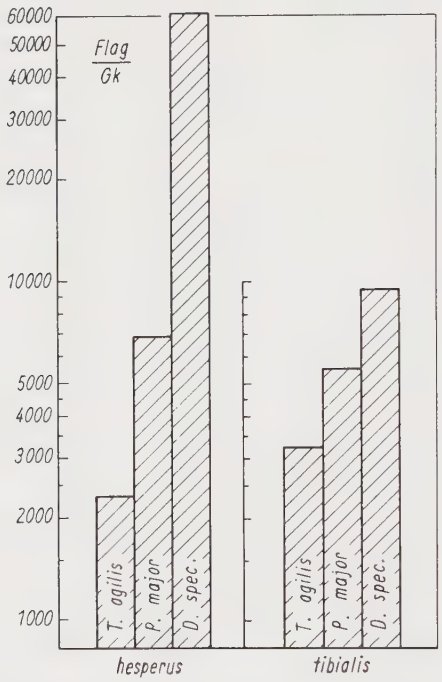



Abb. 48. Mengenmäßige Anteile der drei in *R. hesperus* und *R. tibialis* lebenden Flagellaten-Arten *Trichonympha agilis*, *Pyrsonympha major* und *Dinenympha spec.*

In den 5 Temperaturstufen entwickelten sich die Versuchsgruppen der beiden Arten verschieden gut. Gerade bei *R. hesperus* fiel die hohe Empfindlichkeit gegenüber der höchsten Temperatur auf.

Schon nach 4 Wochen war bei 32° C eine Gruppe völlig ausgefallen. In den anderen lebte nur noch durchschnittlich die Hälfte der Arbeiter. Nach 8 Wochen waren alle Termiten in dieser Temperaturstufe gestorben, so daß die Ergebnisse dieser Untersuchungen nur mit Einschränkung mit denen der anderen Temperaturstufen verglichen werden können.

Auch in 18° C starben im Laufe der Versuchszeit mehr Arbeiter von *R. hesperus* (ca. 8—12) als in 22°, 26° und 30° C (ca. 2—4). Entsprechend sank auch im Laufe der Versuchszeit das durchschnittliche Gewicht der Individuen bei 18° und 32° C gegenüber den drei anderen Temperaturstufen deutlich ab (Abb. 49). Bei einem Vergleich mit den Durchschnittsgewichten der Gärkammern (Abb. 49, im gleichen Zeitraum) ist dagegen zu erkennen, daß die Gärkammerfauna in den 8 Wochen bei 32° C bedeutend stärker geschädigt wurde als bei 18° C (langsame Defaunierung).

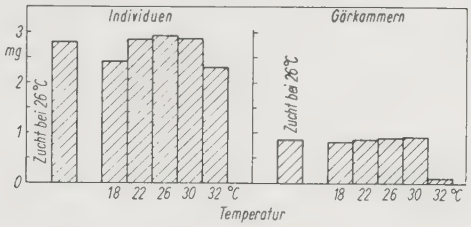



Abb. 49. *Reticulitermes hesperus.* Durchschnittliche Gewichte der Individuen und Gärkammern im Zeitraum von 12 Wochen Versuchsdauer (Wert bei 32° C nur 8 Wochen).

*R. tibialis* hielt sich demgegenüber in allen 5 Stufen nahezu gleich gut.

Die Tiere bauten ein umfangreiches Gangsystem ohne Galerien. Innerhalb von 8 Wochen starben je Ansatz in 18°—26° C 3—4 und in 30°—32° C 5—10 Arbeiter, während in den weiteren 4 Wochen keine Ausfälle mehr beobachtet wurden. Die durchschnittlichen Gewichte der Individuen lagen dementsprechend bei den Temperaturstufen von 18° bis 30° C nahezu gleich hoch und bei 32° C sogar noch darüber (Abb. 50). Nur die Durchschnittsgewichte der Gärkammern sanken bei 18° und 22° C nach 12 Wochen gegenüber den Werten bei den höheren Stufen etwas ab (Abb. 50).

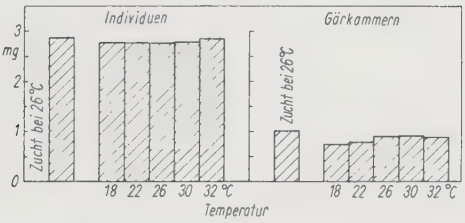



Abb. 50. *Reticulitermes tibialis.* Durchschnittliche Gewichte der Individuen und Gärkammern im Zeitraum von 12 Wochen Versuchsdauer.

Defaunierungserscheinungen, wie sie bei *R. hesperus* in 32° C zu erkennen waren, traten jedoch bei *R. tibialis* nicht ein, woraus man schließen könnte, daß diese Art auch unter natürlichen ökologischen Bedingungen größere Temperaturschwankungen zu tolerieren vermag. Dies stimmt mit den Verbrei-

tungsgrenzen von *R. tibialis* überein, die, wie schon erwähnt, mehr aride Zonen bevorzugt, in denen entsprechend auch größere Temperaturschwankungen zu erwarten sind als in humiden Klimaten (O. L. Williams, 1934).

Ein Vergleich der Entwicklung der Darmfaunen von *R. hesperus* und *R. tibialis* in den 5 Temperaturstufen läßt viele Gemeinsamkeiten erkennen, die sich allein auf den Temperaturfaktor zurückführen lassen (Abb. 51). Dabei muß jedoch der z. T. schädigende Einfluß vor allem der obersten und untersten Stufen auf die Wirtsorganismen mit in Betracht gezogen werden.

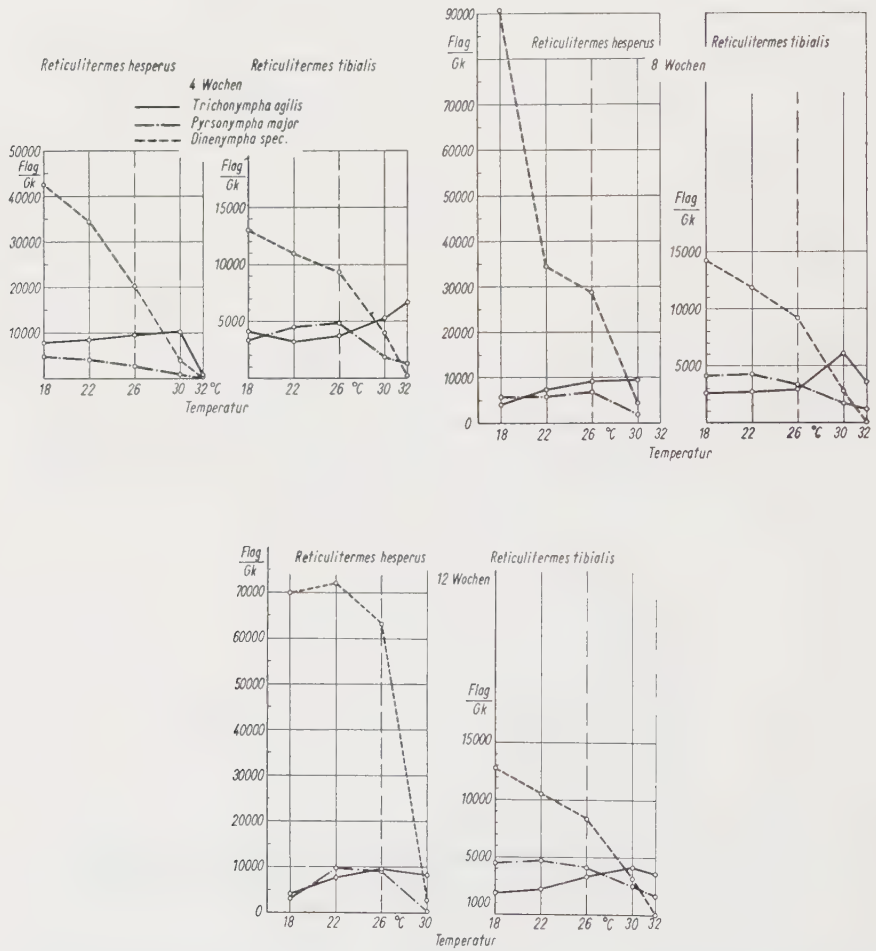



Abb. 51. *R. hesperus* und *R. tibialis*. Mengenverteilung der Flagellaten nach 4, 8 und 12 Wochen Versuchsdauer.

So fielen wahrscheinlich allein aus diesem Grund sämtliche Symbionten von *R. hesperus* in 32° C bald aus. Die Anzahl der Individuen von *T. agilis* stieg jedoch bei beiden Termiten-Arten von 18°—30° C, bei *R. tibialis* nach den ersten 4 Wochen sogar bis 32° C, hin an. Damit lagen nach 8 Wochen Versuchszeit für beide Arten die Maxima der Vermehrungsrate von *T. agilis* bei 30° C. Schon von der 4. Woche an sank aber bei *R. hesperus* der Wert bei 30° C immer mehr ab, so daß eine über 4 Wochen hinaus andauernde Einwirkung dieser Temperatur zu einer rückläufigen Vermehrungsrate der Symbionten (wie zu erkennen ist, auch von *P. major* und *D.* spec.) führt. Wie bei *R. lucifugus* wurden dann nach 12 Wochen die meisten Individuen von *T. agilis* in 26° C gezählt.

Auch *P. major* verhielt sich gegenüber den Temperaturstufen in beiden Termitenarten ähnlich. So wurden durchschnittlich in den tieferen Temperaturen mehr Individuen als in den höheren gezählt. Wie bei *R. santonensis* und *R. flavipes* fiel *P. major* in *R. hesperus* bei 32° C völlig aus, während auch noch nach 12 Wochen in *R. tibialis* Individuen dieser Art gefunden wurden.

Ähnlich wie bei einigen anderen zuvor beschriebenen Fällen weist auch dieser Unterschied auf gewisse Anpassungserscheinungen der Symbionten an die jeweiligen ökologischen Bedürfnisse der Wirtsorganismen hin. Sie sind auch in 18° C bei dem Verhalten von *P. major* zu erkennen. Im Gegensatz zu den Ergebnissen bei *R. santonensis* und *R. flavipes* lag sowohl bei *R. hesperus* als auch bei *R. tibialis* im Laufe von 12 Wochen das Maximum der Vermehrungsrate von *P. major* nicht mehr bei 18° C.

Eine Beeinflussung der Vermehrungsraten der Symbionten durch den Zustand der Wirtstiere ist auch bei *D.* spec. ausgeprägt. Während bei dieser Art in *R. tibialis* im Verlaufe von 12 Wochen ohne größere Schwankungen immer eine von 18° nach 32° C hin abfallende Menge von Individuen gezählt wurde, stieg die durchschnittliche Menge bei *R. hesperus* zunächst von der 4. bis zur 8. Woche in 18°, 22° und 26° C immer mehr an.

Von der 8. bis zur 12. Woche jedoch sank die Zahl von *D.* spec. bei 18° C beträchtlich, so daß sich auch hier ein Maximum bei 22° C einstellte. Vergleicht man den Verlauf der Verteilungskurve mit den entsprechenden Werten von *R. tibialis,* aber auch von *R. santonensis* und *R. flavipes,* so kann erwartet werden, daß auch in *R. hesperus* die Zahl der Individuen von *D.* spec. bei 18° C am größten wäre, wenn die Wirtstiere diese Temperatur längere Zeit ohne größere Beeinträchtigung ertragen könnten. Die Zusammenfassung aller Ergebnisse nach 4, 8 und

12 Wochen (Abb. 52) läßt dementsprechend sowohl bei *R. hesperus*, als auch bei *R. tibialis* gerade bei *D.* spec. ähnliche Verhältnisse wie bei *R. santonensis* und *R. flavipes* erkennen.

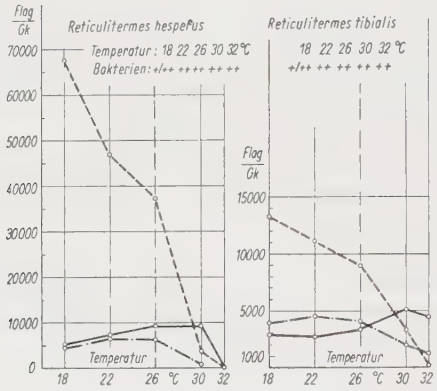



Abb. 52. *R. hesperus* und *R. tibialis*. Durchschnittliche Mengenverteilung der Flagellaten im Gesamtzeitraum von 12 Wochen Versuchsdauer.

Aber auch bei *T. agilis* und *P. major* ist wie in den anderen Termiten-Arten die nahezu gleiche Tendenz der Temperaturabhängigkeit ausgeprägt, wenn von dem Einfluß durch den Termiten-Wirt abgesehen wird.

Damit steht diesen beiden *Reticulitermes-Arten* in einem relativ großen Temperaturbereich ebenfalls eine genügend große Zahl von celluloseabbauenden Symbionten zur Verfügung. Der Bereich ist trotz gleicher Symbionten-Arten bei *R. hesperus* jedoch kleiner als bei *R. tibialis*. Die Abnahme der Menge der Bakterien in der obersten und untersten Temperaturstufe bei *R. hesperus* verdeutlicht diese Befunde (in Abb. 52 enthalten).

### 5.7.5. *Reticulitermes speratus* var. *speratus*

Von der erst Ende 1967 von G. Becker nach Berlin-Dahlem mitgebrachten ostasiatischen *Reticulitermes*-Art stand nur eine sehr kleine Kolonie zur Verfügung, so daß die Versuche nicht im gleichen Umfang wie bei den anderen Arten durchgeführt werden konnten. Für jede Temperaturstufe wurden daher nur zwei Gruppen von je 15 Arbeitern (und einem Soldaten) zusammengestellt. Durch die geringe Größe der Gruppen konnte nur eine Untersuchung (nach 4 Wochen) durchgeführt werden. Die Ergebnisse sind daher nur mit Einschränkung mit denen an den anderen *Reticulitermes*-Arten gewonnenen vergleichbar und können nur als erste Hinweise dienen. Von der Darmfauna wurden *Trichonympha agilis* var. *japonica*, *Teratonympha mirabilis* und alle Individuen der Gattung *Dinenympha* gezählt, von denen *D. exilis* jedoch den größten Teil ausmachte.

Im Laufe der ersten Woche bauten die kleinen Gruppen in allen 5 Temperaturstufen ein Gangsystem in die Erde. Auch war zunächst bei den Termiten keinerlei Schädigung zu beobachten. Nach 4 Wochen jedoch waren bei den beiden Gruppen in 32° C rd. 70 % aller Termiten gestorben, während in den anderen Temperaturstufen rd. 1—3 Arbeiter je Gruppe fehlten.

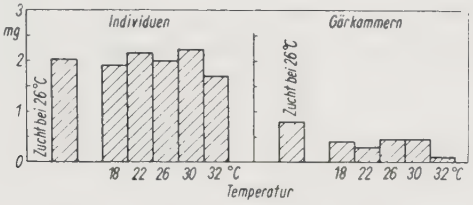



Abb. 53. *Reticulitermes speratus* var. *speratus*. Durchschnittliche Gewichte der Individuen und Gärkammern nach 4 Wochen Versuchsdauer.

Sowohl die durchschnittlichen Gewichte der Individuen, als auch die der Gärkammern (Abb. 53) lagen bei 32° C am tiefsten, während die Werte aus den anderen Gruppen keine deutliche Abhängigkeit von der Temperatur erkennen ließen. (Es ist möglich, daß sich das Verhältnis von Individuen- zu Gärkammergewicht in 22° C bei einer größeren Zahl von für Wägungen zur Verfügung stehenden Arbeitern an die Werte der anderen Stufen angleicht.)

Wie auch bei den anderen untersuchten Termitenarten nehmen die zahlenmäßig erfaßten Symbionten den größten Teil der Darmfauna ein. Die in Abb. 54 zusammengestellten Ergebnisse zeigen erwartungsgemäß, daß auch bei den Symbionten dieser ostasiatischen *Reticulitermes*-Art unterschiedliche Temperaturabhängigkeiten bestehen.

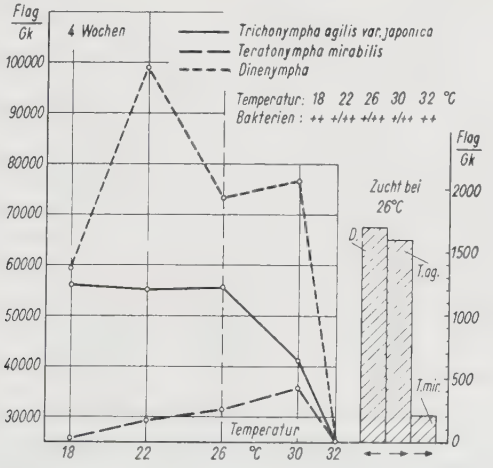



Abb. 54. *Reticulitermes speratus* var. *speratus*. Mengenverteilung der Flagellaten nach 4 Wochen Versuchsdauer.

Im Unterschied zu dem Verhalten von *T. agilis* in den anderen *Reticulitermes*-Arten vermehrte sich die in *R. speratus* lebende Variation *japonica* (sie ist auffallend kleiner als *T. agilis*) stärker in den niederen Temperaturstufen. Gegenüber den Werten von Tieren, die direkt der Kolonie bei 26° C entnommen worden waren, sank allgemein zwar die durchschnittliche Anzahl von Individuen dieses Flagellaten ab, die aus den Versuchsgruppen ermittelten Werte jedoch lagen bei 18°, 22° und 26° C etwa gleich hoch über den Werten bei 30° C (bei 32° C Ausfall der Art).

Demgegenüber stieg die Vermehrungsrate von *Teratonympha mirabilis* von 18° nach 30° C hin an. Dieser Flagellat übernahm also mit stärkerer Vermehrung in den höheren Temperaturen die Rolle von *T. agilis* in den anderen *Reticulitermes*-Arten.

In der hier untersuchten Variation von *R. speratus* bilden daher diese beiden großen Symbionten-Arten ein ähnliches „System" wie *Pyrsonympha* und *Trichonympha* in anderen *Reticulitermes*-Arten. Es garantiert auch dieser Termite einen breiten Temperaturbereich, in dem ein Cellulose-Abbau gewährleistet wird. Die beiden Symbionten können wegen ihrer Größe (Tab. 2) als wichtige Cellulose-Fermentierer angesehen werden.

Bei den gezählten *Dinenympha*-Flagellaten war ebenfalls, ähnlich wie bei den meisten anderen *Reticulitermes*-Arten, eine stärkere Vermehrung im unteren Temperaturbereich beobachtet worden.

In 32° C fiel *Dinenympha* (und auch die beiden anderen Arten) völlig aus. Die Werte bei 30° C lagen zwar etwas über denen bei 26° C, aber alle Zählungen bei 22° C ergaben weit höher liegende Werte. Die geringe Anzahl bei 18° C dagegen läßt vermuten, daß diese Temperatur für die in dieser Termiten-Art lebenden *Dinenympha*-Flagellaten für eine normale Vermehrungsrate zu tief ist. Da in dieser Temperatur auch *Teratonympha* nur ganz wenig vertreten war, scheint die untere Grenze der Temperaturverträglichkeit (bei Dauertemperaturen) für die Gärkammerfauna nicht weit unter 18° C zu liegen. Inwieweit die in *R. speratus* lebende Variation von *T. agilis* noch tiefere Temperaturen erträgt, müßte späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

### 5.8. Temperaturabhängigkeit von Flagellaten-Kulturen

Zur besseren Beurteilung der zuvor beschriebenen Versuchsergebnisse sollten die Temperatureinflüsse auf die Termiten-Symbionten auch unabhängig von dem Wirtsorganismus untersucht werden. Die Kultivierung von Termiten-Flagellaten ist indes durch die enge Verknüpfung

ihres Stoffwechsels mit ihrem Wirt außerordentlich schwierig (s. auch S. 395, 1. Teil).

Es wurden im Rahmen dieser Arbeit zahlreiche Versuche unternommen, Darmprotozoen von verschiedenen Termitenarten zu kultivieren. Schließlich konnten in wenig abgewandelten Nährmedien von W. Trager (1934 a, b) und in Anlehnung an die Methode von U. Arndt (1967, 1968) einige kleine Flagellaten-Arten aus *Kalotermes flavicollis* und *Reticulitermes flavipes* isoliert und gezüchtet werden.

Die Lösungen hatten folgende Zusammensetzung:

| Lösung „A“ | | Lösung „U“ | |
|---|---|---|---|
| NaCl | 1,169 g, | NaCl | 2,164 g, |
| $NaHCO_3$ | 0,840 g, | $NaHCO_3$ | 0,773 g, |
| $Na_3C_6H_5O_7x2H_2O$ | 2,943 g, | $Na_3C_6H_5O_7x2H_2O$ | 1,509 g, |
| $NaH_2PO_4xH_2O$ | 0,690 g, | $KH_2PO_4$ | 1,784 g, |
| KCl | 0,745 g, | $CaCl_2$ | 0,083 g, |
| $CaCl_2$ | 0,111 g, | $MgSO_4$ | 0,480 g, |

gelöst in einem Liter Aqua dest. Beiden Lösungen wurden 0,1 % Pepton (aus Casein, Merck), 0,1 % Glucose und etwas fein pulverisierte Cellulose (Merck) beigegeben. Sie wurden im Autoklaven 30 Minuten bei 120° C sterilisiert und zu je 0,5 ml auf ebenfalls sterilisierte und in Petrischalen von 3,5 cm ⌀ gegossene Agar-Böden überschichtet. Der Agar-Boden (nach U. Arndt) bestand aus 1,5 % Agar-Agar (frei von Hemmstoffen, Merck), 0,1 % Glucose und 0,01 % Pepton in einem Liter Aqua dest. Ihm wurde außerdem eine kleine Menge Cellulose-Pulver beigemischt.

Die Präparation der Gärkammern erfolgte ähnlich der in 4.3. angegebenen Methode. Jede Platte wurde mit dem Inhalt einer Gärkammer beimpft, indem die Gärkammer direkt auf dem Agar mit 2 frisch ausgeglühten Nadeln geöffnet wurden. Alle 4—5 Tage — später nur jede Woche — wurde jede Kultur erneut mit 0,5 ml Lösung A (oder U) überschichtet. Alle Ansätze standen in einem Raum bei 26° C.

Zunächst wurden mit den Gärkammern beider Termiten-Arten je 20 Platten (eine Hälfte mit der Lösung A, die andere mit der Lösung U) beimpft.

Im Laufe von etwa einer Woche hatten sich in 15 Ansätzen mit Symbionten von *K. flavicollis* — und zwar besonders gut in der Lösung A — *Foaina dogieli* entwickelt, die mit einer kleineren spindelförmigen Art (etwa 15 bis 20 $\mu$ lang, etwa 5 $\mu$ breit; *Trimitus divergens*?) vergesellschaftet war.

Ebenso wie bei *K. flavicollis* hatten sich bei *R. flavipes* nach einer Woche besonders gut in allen Ansätzen mit der Lösung A Kulturen von kleinen Flagellaten-Arten entwickelt. Von diesen Arten konnte jedoch nur eine als *Monocercomonas* spec. identifiziert werden. Dieser Flagellat

war meist vergesellschaftet mit einer kleinen, fast kugelartig geformten Art (= X) (etwa 5 $\mu$ ⌀), die eine sehr lange Schleppgeißel von etwa 20—30 $\mu$ Länge hatte.

Sowohl bei *K. flavicollis* als auch bei *R. flavipes* war in den Flagellaten-Kulturen außerdem eine große Zahl von Bakterien vorhanden, die, ebenfalls wie die Protozoen, auf dem Agar oder zum Teil in seinen obersten Schichten lebten.

Von den Flagellaten-Kulturen von *K. flavicollis* und *R. flavipes* wurden im Abstand von je einer Woche erste, zweite und folgende Subkulturen angesetzt.

In der Regel gingen alle Überimpfungen gut an. Auch hielten sich die Flagellaten-Kulturen bei 26° C ohne Schwierigkeiten, wenn regelmäßig Lösung auf den Agar-Boden nachgegeben wurde. Es wurden auf diese Weise, ohne sichtbare Abnahme der Menge der Flagellaten, Kulturen für länger als ein halbes Jahr gehalten.

Aus Vergleichsgründen mußte für die Temperaturversuche von je einer einzigen Flagellaten-Kultur von *K. flavicollis* und *R. flavipes* ausgegangen werden. Hierzu wurden von je einer gut entwickelten Subkultur (mit Lösung A) 25 Agar-Schalen gleichmäßig beimpft und auf die 5 Temperaturstufen 18°, 22°, 26°, 30° und 32° C verteilt.

Die Überprüfung der Entwicklung der Kulturen unter dem Mikroskop bei gleicher Einstellung erfolgte nach 2 und 6 Wochen. Dabei konnte nur eine grobe Abschätzung der Menge der Flagellaten-Individuen durchgeführt werden. So wurde mit „invasionshaft viel" (= ∞), wenn mehr als 20, mit „sehr viel" (= ++), wenn mehr als 10, mit „viel" (= +), wenn 3—10 und mit „wenig" (= (+)) bewertet, wenn nur 1—2 Individuen je Bildfeld gezählt wurden (Objektiv: 16, Lupe: 1,6 ×, Okul. 8 ×). Die Ergebnisse — gemittelt aus den Werten von 2 und 6 Wochen — sind in Tab. 11 für beide Termiten-Arten aufgetragen.

Tabelle 11:

| | | 18° C | 22° C | 26° C | 30° C | 32° C |
|---|---|---|---|---|---|---|
| aus *K. flavicollis* | *Foaina* | (+) | ++/∞ | ∞ | ∞ | ++ |
| | *Trimitus?* | ∞ | ++ | + | + | ++ |
| aus *R. flavipes* | *Monocercomonas* | +/++ | ++ | ++/∞ | ++ | (+) |
| | X | + | + | +/++ | +/++ | (+)/+ |

Wenngleich die Werte nur auf Grund von groben Zählungen und aus relativ wenig parallelen Ansätzen gewonnen wurden, so lassen sie doch ähnliche Temperaturabhängigkeiten erkennen, wie sie bei den zuvor beschriebenen Versuchen vorgestellt wurden.

Bei *F. dogieli* war von 18° nach 22° C ein Anstieg und von 30° nach 32° C ein Abfall der durchschnittlichen Menge gefunden worden, während die Zahl von *Trimitus* (?) nach den tieferen Temperaturen hin anstieg. Bei 32° C scheint die geringere Zahl von *Foaina* eine Vermehrung von *Trimitus* (?) begünstigt zu haben. Damit verhielt sich *Foaina* in vitro gegenüber den gebotenen Temperaturen ähnlich wie in der Gärkammer bei gleichen Temperaturverhältnissen.

Die Kulturen von *Monocercomonas* und der Art X aus *R. flavipes* hatten sich in 26° und 30° C am stärksten vermehrt, in einem Temperaturbereich also, in dem z. B. auch *T. agilis* und *S. kofoidi* in dieser Termiten-Art sehr häufig vertreten waren.

Die nur als vorläufige Ergebnisse gedachten Werte lassen erkennen, daß eine Temperaturabhängigkeit der Vermehrung von Termiten-Protozoen erwartungsgemäß also auch unabhängig vom Wirtsorganismus besteht und nicht allein vom Zustand der Termiten beeinflußt wird.

## 6. Abschließende Betrachtung

Die stenothermen und stenohygren, staatenbildenden Termiten leben, wie schon in Abschn. 2.5. erwähnt, in ihren Nestern unter verhältnismäßig konstanten klimatischen Bedingungen. Durch verschiedene Regulationsmöglichkeiten vermögen sie darüber hinaus in gewissem Umfang klimatische Änderungen aufzufangen. Gerade wegen ihres dünnen Integumentes sind diese Insekten leicht der Gefahr ausgesetzt, durch Mangel an genügender Luft- und Boden- (oder Nest-)feuchtigkeit auszutrocknen. So ist z. B. bei Termiten, die in Erdnestern leben, wie Arten der Rhinotermitidae, die Bodenfeuchtigkeit ein entscheidender Faktor für günstige Lebensvoraussetzungen einer Kolonie (G. Becker, 1965 c, d). Wie M. S. Collins (1958) zeigen konnte, wirkt sich ein eingetretener Wasserverlust gerade bei *Reticulitermes*-Arten stark schädigend aus. Ihm kann z. B. durch aktiven Wassertransport in Form feuchter Erde begenegnet werden (P. P. Grassé u. C. Noirot, 1948).

Zwangsläufig eng verknüpft mit den Feuchtigkeitsverhältnissen in den Nestern ist auch die Regulierung der Temperatur (s. auch A. E. Emerson, 1958). Gerade die Temperatur ist ein entscheidender Faktor für die Verbreitung der Termiten.

Innerhalb gewisser Grenzen können, wie schon erwähnt, vor allen „höhere" Termiten die Temperatur im Inneren ihres Nestes gegenüber den außerhalb des Nestes oft stark schwankenden Temperaturverhältnissen (bedingt z. B. durch Sonneneinstrahlung, tagesperiodische Schwankungen, plötzlichen Kälteeinbruch u. a.) so gut regulieren, daß z. B. bei *Odontotermes redemanni* Wasmann nach Messungen von Petch

(in K. Herter, 1953) eine äußere Temperaturdifferenz von 11° C im Inneren des Nestes nur eine Schwankung von 3 bis 4,5° C ausmachte. T. Graeves (1964) fand in Baumnestern von australischen *Coptotermes*-Arten um rd. 20° C höher liegende Temperaturen als in den benachbarten unbefallenen Holzpartien. Ist der Temperaturverträglichkeit von Termiten, wie z. B. G. Becker (1967) anhand der Temperaturabhängigkeit der Fraßaktivität zeigte, nach oben hin eine mehr oder weniger scharfe Grenze gesetzt, so ist andererseits bekannt, daß einige in gemäßigten Zonen lebende Termiten-Arten „winterfest" (Anonym, 1960) werden und vorübergehend Frosttemperaturen ertragen können (G. Beall, 1931, G. Becker, 1948, H. Weidner, 1954).

Gerade bei solch starken jahreszeitlichen Temperaturschwankungen vor allem in den gemäßigten Zonen werden jedoch die beschränkten Möglichkeiten der Temperaturregulierung nicht mehr voll genügen. Die Ergebnisse aus den Untersuchungen lassen aber erkennen, daß die Symbiose zwischen den Termiten und ihren Darm-Protozoen solchen äußeren Einflüssen gegenüber sehr empfindlich ist. Gerade höhere, über 32° C liegende Temperaturbereiche vermögen bei vielen Termitenarten die Darmflagellaten, ähnlich wie unter Nahrungsmangel, so stark zu schädigen, daß sie ziemlich rasch ausgeschaltet werden und damit dem Wirtsorganismus als wichtige Cellulose-Fermentierer verloren gehen. Inwieweit einige der mit den Protozoen vergesellschafteten Bakterien, deren cellulolytische Fähigkeit bei *R. santonensis* nachgewiesen werden konnte, bei Ausfall der Hauptmenge der anderen Darm-Symbionten deren Rolle voll übernehmen können, bleibt zu untersuchen. Auch bleibt zu klären, welche Bedeutung die im Plasma vieler Flagellaten (z. B. in *Trichonympha*-Arten) lebenden Bakterien für den Cellulose-Abbau haben.

Bei der Untersuchung der Einflüsse verschiedener Temperaturbereiche auf die Darmfauna stimmten in fast allen Fällen die ermittelten Mengen von Flagellaten aus den direkt der Kolonie entnommenen Termiten nicht genau mit den gewonnenen Werten aus den Versuchsgruppen der entsprechenden Temperaturstufe überein. Hierfür scheinen mehrere Faktoren verantwortlich zu sein, wie z. B. die Wirkung unterschiedlich großer Termiten-Gruppen auf die Individuen. (In einer Kolonie leben die Tiere in einer Gemeinschaft mit meist vielen tausend Individuen, während die Versuchsgruppen im Vergleich dazu sehr klein waren). Neben diesem bei den Versuchsgruppen wohl geringer ausgeprägten „Gruppen-Effekt" (s. dazu P. P. Grassé, 1958, P. P. Grassé und R. Chauvin, 1944 und W. V. Harris und W. A. Sands, 1965) spielen zweifelsohne auch die allgemeinen Schwankungen der durchschnittlichen Symbionten-Mengen je Gärkammer im Laufe der Versuchszeit und der Ernährungszustand der Wirtstiere eine Rolle. In diesem Zusammen-

hang könnte eine Untersuchung der Abhängigkeit der Darmfauna von der Verfütterung pilzbefallenen Holzes von unterschiedlichem Abbaugrad wertvolle Ergänzungen zu bereits bekannten Einflüssen von Pilzen auf die Ausnutzung der Holznahrung durch Termiten (G. Becker, 1965 a) liefern.

Unabhängig von solchen Gesichtspunkten war bei allen hier vorgestellten Ergebnissen eine deutliche Temperaturabhängigkeit der Vermehrung der einzelnen Symbionten ausgeprägt. Sie ließ sich auch bei einigen in vitro gehaltenen Protozoen aus Termiten nachweisen.

Innerhalb der angewendeten Temperaturbereiche sind bei den vier Darmfaunen-Typen verschiedene Temperaturabhängigkeiten gefunden worden, die z. T. in engerer Beziehung zu der geographischen Verbreitung und den Biotopen der Termiten stehen:

Alle in den Pseudergaten von *Kalotermes flavicollis* lebenden Symbionten erwiesen sich als relativ „thermostabil". Eine deutliche Abnahme der außerordentlich großen Zahl der Symbionten trat bei 34° C und bei 18° C erst nach mehreren Wochen Versuchsdauer ein. Der jeweils verbliebene Rest genügte den Termiten jedoch zur Verdauung des gefressenen Holzes. *K. flavicollis,* deren Nester oft starker Sonneneinstrahlung ausgesetzt sein können, kann also ohne besondere Beeinträchtigung ihrer Darmfauna längere Zeit Temperaturen bis 34° C aushalten. Eine Defaunierung der Gärkammern erfolgt erst bei länger andauernder Einwirkung von Temperaturen ab 36° C.

Es wäre in diesem Zusammenhang wissenswert, ob auch die Darmprotozoen anderer *Kalotermes*-Arten ähnlich „thermostabil" wie diejenigen von *K. flavicollis* sind und die hier gewonnenen Ergebnisse damit Allgemeingültigkeit haben. S. H. Skaife, 1957, fand z. B. bei *K. durbanensis* Haviland, daß bei 24stündiger Einwirkung von 36° C die Protozoen nicht beeinflußt waren.

Bei *Zootermopsis angusticollis,* eine Art, die bekanntlich kühlere Temperaturen bevorzugt, fällt die starke Vermehrung der Darmsymbionten in 26° C auf. Eine solche Temperatur gilt für diese Termite aber schon als obere Grenze der Verträglichkeit. Diese Unterschiede in der Bevorzugung bestimmter Temperaturbereiche lassen vermuten, daß hier die Optimaltemperatur von Wirt und Symbiont nicht immer direkt zusammenfallen. Es ist denkbar, daß dies für alle Termiten-Arten mit dem Darmfaunentyp „Zootermopsis" (z. B. auch *Z. nevadnesis*) zutrifft.

In diesem Zusammenhang ist gerade ein Vergleich der im Darmfaunentyp „Zootermopsis" vorkommenden Arten der Gattung *Trichonympha* mit denen des Darmfaunentyps „Reticulitermes" interessant.

Schon seit L. R. Clevelands Untersuchungen (1925 c) ist bekannt, daß *Trichonympha*-Arten verschieden stark empfindlich gegenüber Man-

gelbedingungen, wie z. B. Entzug von Holznahrung reagieren. So fiel bei *Z. angusticollis* nach 6 Tagen Hungern zuerst *T. campanula* aus, und *T. sphaerica* war in der Lage, bei anschließender Fütterung der Termiten die Rolle von *T. campanula* voll zu übernehmen. Erst bei länger andauerndem Futterentzug ging auch *T. sphaerica* ein.

Eine solch unterschiedliche Empfindlichkeit der drei in *Zootermopsis* lebenden *Trichonympha*-Arten konnte bei den hier durchgeführten Untersuchungen nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Betrachtet man jedoch das verschiedene Verhalten allein von *T. agilis* innerhalb der einzelnen *Reticulitermes*-Arten gegenüber der Temperatur, so erscheint es denkbar, daß mit geeigneteren Untersuchungsmethoden auch bei den drei Trichonymphiden des Darmfaunentyps „Zootermopsis" verschiedene Temperaturoptima erkennbar werden.

Innerhalb der Rhinotermitiden war dies am deutlichsten bei der in *R. speratus* var. *speratus* lebenden Variation *japonica* von *T. agilis* zu erkennen. Während die Trichonymphiden sowohl in *Z. angusticollis* als auch in den europäischen und amerikanischen *Reticulitermes*-Arten höhere Temperaturbereiche zwischen 26° und 32° C bevorzugten, vermehrte sich *T. agilis* var. *japonica* stärker in dem Temperaturbereich zwischen 18° und 26° C.

Aber auch bei den anderen *Reticulitermes*-Arten waren deutlich Unterschiede vorhanden. Die stärkste durchschnittliche Vermehrung von *T. agilis* fand bei *R. hesperus, R. tibialis* in 30° C, bei *R. santonensis* sogar bei 32° C und bei *R. lucifugus* und *R. flavipes* dagegen nur bei 26° C statt.

Es ist jedoch daran zu denken, daß diese Unterschiede nicht unbedingt allein auf Grund etwaiger Rassenunterschiede der Symbionten-Arten bestehen. Gerade bei den verschiedenen Symbionten-Arten des Darmfaunentyps „Reticulitermes" waren sehr unterschiedliche Optimaltemperaturen gefunden worden, so daß, wie schon erwähnt, zweifelsohne auch die Verschiebungen der Individuenzahlen der anderen Flagellaten in den einzelnen Temperaturstufen die Vermehrung von *T. agilis* begünstigten oder benachteiligten (und umgekehrt).

Solche gegenseitigen Abhängigkeiten waren, wenn auch nicht immer so stark ausgeprägt, ebenso bei dem Flagellaten der Darmfaunentypen „Kalotermes" (*Joenia*-„kleine" Arten), „Zootermopsis" (*Trichonympha-Trichomonas*) und „Heterotermes-Coptotermes" (*Pseudotrichonympha-Holomastigotoides*) zu erkennen.

Diese Beziehungen geben beim Vergleichen der Ergebnisse zu der Vermutung Anlaß, daß innerhalb der Gesamtheit einer Gärkammerfauna immer eine oder zwei Flagellaten-Arten eine dominierende Rolle einnehmen. Der temperaturabhängige Mengenanteil von Individuen sol-

cher Arten in einer Gärkammer scheint dabei die (ebenfalls temperaturabhängige) Vermehrung oder Reduzierung der anderen Arten zu beeinflussen. So wäre z. B. nachzuprüfen, ob die Menge von *T. agilis* var. *japonica* bei Abwesenheit von *Teratonympha mirabilis* (in *R. speratus* var. *speratus*) bei 30° C über die Werte bei 18°—26° C steigt (wie in den meisten anderen *Reticulitermes*-Arten).

Weiterhin werden zweifelsohne auch die verschiedenen Vorzugstemperaturen der Termiten selbst eine Rolle bei der Temperaturabhängigkeit ihrer Symbionten spielen. Hier müssen jedoch auch die Temperaturverhältnisse, denen die Termiten vor Versuchsbeginn ausgesetzt waren, beachtet werden.

Bei allen Untersuchungen stammten die Versuchstiere von Termitenkolonien, die meist schon einige Jahre lang bei derselben Temperatur gehalten werden. Parallele Ansätze von *H. indicola* mit Versuchstieren, die bei anderen Temperaturen aufgewachsen waren, ergaben keine deutlich erkennbaren Unterschiede bei der Temperaturverträglichkeit ihrer Darmsymbionten. Ähnliches stellte auch G. Becker (1967) bei der Fraßaktivität dieser Art fest.

Andererseits bestehen Unterschiede zwischen den Temperaturoptima der Fraßaktivität einer bei 20° C gehaltenen Kolonie von *Z. angusticollis* aus Seattle (Wash. USA) (G. Becker, 1967) und dem einer Kolonie, die aus Kalifornien stammt und bei 24° C gehalten wird. Auch fand G. Becker (1967) bei *R. santonensis* unterschiedliche Temperaturoptima der Fraßaktivität bei in 26° und 30° C gehaltenen Kolonien. M. S. Collins (1958) vermutete anhand von Ergebnissen aus Versuchen über die Feuchtigkeitsbedürfnisse einiger Kalotermitiden und Rhinotermitiden, daß die klimatischen Verhältnisse, in denen die Versuchstiere zuvor lebten, einen Einfluß auf die Ergebnisse haben.

Eine Anpassung an jeweils verschiedene klimatische Bedingungen scheint also den einzelnen Termiten-Arten unterschiedlich gut möglich zu sein. Möglicherweise sind dabei gerade Arten, die in gemäßigten Klimazonen mit starken örtlichen und jahreszeitlichen Klimaschwankungen verbreitet sind, besser zu einer Adaptation befähigt als Arten aus vorwiegend tropischen Zonen. Die Fähigkeit zur Anpassung trifft wahrscheinlich auch für die Mehrzahl der in ihnen lebenden Symbionten zu (z. B. *T. agilis*).

Im Vergleich zu der von G. Becker (1967) gefundenen Temperaturabhängigkeit der Fraßtätigkeit einiger der hier untersuchten Termiten-Arten wurde jedoch wie bei *Z. angusticollis* nicht immer eine genaue Übereinstimmung der bevorzugten Temperatur der Termiten (stärkster Holzfraß) und der Gesamtheit der in ihr lebenden Symbionten gefunden (z. B. bei *R. santonensis* und *H. indicola* aus 26° C). Die Unterschiede differierten jedoch meist nur um durchschnittlich 1—2° C.

Am deutlichsten sind solche verschiedenen Optimaltemperaturen von Wirt und Symbionten jedoch bei der Betrachtung des Verhaltens der *Dinenympha*- und *Pyrsonympha*-Arten des Darmfaunentyps „Reticulitermes" zu erkennen. Bei den meisten dieser hier gezählten Arten war die stärkste Vermehrung in einem Temperaturbereich gefunden worden, der weit von der günstigsten Fraßtemperatur des Wirtstermiten entfernt lag.

Wie schon bei der Darstellung der Ergebnisse angedeutet wurde, haben aber gerade die *Reticulitermes*-Arten durch die heterogene Zusammensetzung ihrer Darmfaunen und die unterschiedlichen Temperaturoptima der Symbionten die Möglichkeit, auf „Reservepotenzen" zurückzugreifen, wenn die Anzahl einiger Cellulose-Abbauer durch eine temperaturbedingte Störung der Symbiose verringert wird, oder diese ganz ausfallen.

Ein solcher Regulationsmechanismus in dem „symbiontischen System" des Darmfaunentyps „Reticulitermes" erklärt mit die weite geographische Verbreitung der *Reticulitermes*-Arten in den gemäßigten Zonen (s. hierzu auch A. Emerson, 1936).

Während der Cellulose-Abbau bei *K. flavicollis* durch relativ temperaturunabhängige Symbionten und bei *Z. angusticollis* wahrscheinlich durch die in ihren Gärkammern lebende außerordentlich große Zahl von Symbionten-Individuen (bei der sich eine beschränkte Verringerung nicht so stark schädigend auf die Wirtstiere auswirken wird) in einem Temperaturbereich von 18° bis 34° C bzw. von 18° bis 26° C gesichert ist, wird der Abbau bei den *Reticulitermes*-Arten vor allem durch die unterschiedlichen Temperaturoptima ihrer Symbionten in einem großen Temperaturbereich gewährleistet.

Gegenüber den anderen Darmfaunentypen erwies sich der Typ „Heterotermes-Coptotermes" an einen Temperaturbereich von rd. 28° bis 32° C als relativ eng angepaßt. Er fällt bei allen 3 Protozoen-Arten dieses Typs nahezu genau mit dem Temperaturoptimum der Fraßtätigkeit von *H. indicola* und *C. amanii* (G. Becker, 1967) und wahrscheinlich auch von *C. niger* zusammen. Da außerdem die Zahl der Symbionten-Individuen in diesem Darmfaunentyp im Vergleich zu den Werten aus den anderen Termiten-Arten sehr gering ist, bestehen bei *H. indicola*, *C. amanii* und *C. niger* nur beschränkte Möglichkeiten der Regulierung des Cellulose-Abbaus, wenn länger andauernde und größere Temperaturdifferenzen auftreten. Eine solch strenge Gebundenheit dieser Symbionten an einen bestimmten Temperaturbereich läßt erkennen, daß bei Termiten mit dem Darmfaunentyp „Heterotermes-Coptotermes" Defaunierungen der Gärkammern auch bei Anwendung tiefer Tem-

peraturen erreicht werden können. Es wäre in diesem Zusammenhang interessant, Näheres über den Umfang der Temperatur-Regulierung in den Nestern dieser Arten zu wissen.

Im Gegensatz zu der nach oben hin scharf ausgeprägten Grenze der Temperaturverträglichkeit der Symbionten (vgl. starke Vermehrung von *T. agilis* in *R. santonensis* bei 32° C und rascher Ausfall dieses Flagellaten bei 36° C, ja sogar schon bei 34° C; Ergebnisse bei *R. lucifugus*) ist — vor allem bei dem Darmfaunentyp „Reticulitermes" — eine solch enge Grenze im tiefen Temperaturbereich nicht vorhanden. Eine genaue Untersuchung der Wirkung länger andauernder tiefer Temperaturen (etwa 0° bis 15° C) auf die Symbionten der Termiten ist indes nur mit Einschränkungen möglich. So müssen z. B. wegen der verlangsamten Stoffwechselvorgänge längere Untersuchungszeiten in Kauf genommen werden.

Wie S. F. Cook u. R. E. Smith (1942) an *Z. angusticollis* zeigten, müssen die Tiere bei tieferen Temperaturen wegen der geringen Ausnutzung der Holznahrung durch ihre Protozoen hungern. Dies wird die „wahre" (vom Wirt weitgehend unabhängige) Temperaturabhängigkeit der Fauna aber beeinflussen.

Wegen der sehr ähnlichen Darmfauna von *R. santonensis, R. lucifugus* und *R. flavipes* ist, wie schon erwähnt, keine genaue Aussage über die umstrittene Artzugehörigkeit von *R. santonensis* zu machen. Obwohl diese Termite auf Grund morphologischer Vergleiche meist als Variation *santonensis* zu *R. lucifugus* gestellt wird (s. auch S. 405, 1. Teil), stimmten sowohl die durchschnittlichen Mengenverhältnisse ihrer Darmsymbionten als auch deren Verhalten gegenüber den 5 Temperaturstufen mehr mit den Werten bei *R. flavipes* als bei *R. lucifugus* überein. Es erscheint daher nötig, die Verwandtschaft von *R. santonensis* und *R. flavipes* erneut zu untersuchen.

Im Verhältnis zur Evolution der Termiten-Flagellaten schritt bekanntlich die phylogenetische Entwicklung der Termiten, also der Wirtsorganismen, viel rascher voran. So soll nach H. Kirby (1949) die hauptsächlich im Mesozoikum erfolgte Differenzierung der Hypermastiginen nahezu stehen geblieben sein. Auch sei die Verbreitung der meisten in Termiten lebenden Flagellaten geographisch nicht beschränkt (vgl. Verbreitung von *Trichonympha agilis*). Dies spricht für die weitgehende Gleichförmigkeit der Artenzusammensetzung des Darmfaunentyps „Reticulitermes", der eine größere Streubreite der Termiten-Arten gegenübersteht und erklärt, warum z. B. *R. lucifugus, R. santonensis* und *R. flavipes* auf Grund der Darmsymbionten schwer auseinander zu halten sind.

Da aber die Unterscheidung der drei Rhinotermitiden auf Grund morphologischer Merkmale nur mit Einschränkung möglich ist, müssen u. a. auch die ökologischen Bedürfnisse zu ihrer Identifizierung herangezogen werden. Hierzu kann gerade auch die Betrachtung des unterschiedlichen Verhaltens der einzelnen Darmfaunen gegenüber verschiedenen Temperaturen als ein wichtiges Hilfsmittel angesehen werden.

## 7. Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war eine Untersuchung des Einflusses verschiedener Temperaturen auf die symbiontischen Darmbewohner einiger holzfressender Termiten-Arten. Daneben sind einige andere Fragestellungen verfolgt worden.

Nach Gesichtspunkten der geographischen Verbreitung der Termiten und der Zusammensetzung ihrer Darmfaunen wurden von den in Berlin-Dahlem gezüchteten Arten eine Kalotermitide, eine Termopside und neun Rhinotermitiden (eine *Heterotermes*-, sechs *Reticulitermes*- und zwei *Coptotermes*-Arten) ausgewählt. Zwei *Nasutitermes*-Arten dienten zur Anlage von Kulturen cellulosespaltender Bakterien aus dem Hinterdarm.

Den Versuchen ging eine Bestimmung der Flagellaten-Arten voraus. Nach ihrem Vorkommen lassen sich charakteristische Darmfaunentypen — „Kalotermes", Zootermopsis", „Heterotermes-Coptotermes", „Reticulitermes" — unterscheiden.

Für alle Untersuchungen wurden innerhalb jeder Art jeweils gleich große Individuen der Arbeiter-Kaste oder Pseudergaten verwendet, da diese unter gleichen Lebensbedingungen eine weitgehende Übereinstimmung der Zusammensetzung ihrer Gärkammerfauna haben. Anhand von Gärkammer-Untersuchungen einzelner Stadien von *Kalotermes flavicollis*, bei der keine eigentliche Arbeiter-Kaste ausgebildet wird, konnte eine solche Übereinstimmung zwischen ausgewachsenen Pseudergaten und Früh-Nymphen gefunden werden.

Zur Festlegung der oberen Grenze der Temperaturverträglichkeit der Darmprotozoen der ausgewählten Termiten-Arten wurden zunächst diejenigen Temperaturen ermittelt, bei denen eine möglichst schonende Defaunierung der Gärkammern eintritt.

Die Darmsymbionten von *Kalotermes flavicollis* werden nach rd. 70 Stunden in 38° C oder nach rd. 10 Tagen in 36° C, aber auch nach rd. 10 Wochen in 34° C ausgeschaltet. Bei *Heterotermes indicola* gelang die Defaunierung ohne größere Beeinträchtigung der Wirtstiere nur unvollständig, am besten jedoch nach 2 Tagen in 38° C. *Reticulitermes santonensis* verlor nach 24 Stunden in 36° C oder nach 2—4 Tagen in 34° C die Darmsymbionten.

Allgemein wurde gefunden, daß Temperaturen über 34° C — bei *Reticulitermes* über 32° C — langsam zu einer Defaunierung der Gärkammern führen. Diese Temperaturen bildeten dementsprechend die obere Grenze für die Hauptuntersuchungen.

Durch völligen Nahrungsentzug und durch Verfütterung einer einfachen Kohlenstoffquelle wurde der Vorgang einer schrittweisen Defaunierung der Gärkammern verfolgt. Er beginnt in der Regel schon nach 1—3 Tagen bei völligem Nahrungsentzug und einige Tage später bei Mangeldiät mit dem Ausfall der größten Flagellaten-Arten (*Joenia* bei *Kalotermes; Pseudotrichonym-*

*pha* bei *Heterotermes; Trichonympha* bei *Reticulitermes).* Nach diesen fallen die nächst größeren celluloseabbauenden Arten aus, zuletzt die kleinen, meist kommensalisch lebenden Flagellaten. Er wurde verfolgt, ob eine Beziehung zwischen dieser Reihenfolge und der Bedeutung der einzelnen Flagellaten für ihren Wirt besteht.

Dabei wurde auch die umstrittene Frage nach der Bedeutung der mit den Protozoen vergesellschafteten Bakterien erneut aufgegriffen. Bei der Kultivierung von celluloseabbauenden Bakterien des Hinterdarms von *Nasutitermes nigriceps* und *N. peruanus* wurden zwei Nährlösungen als geeignet gefunden. In ihnen konnten auch coccenförmige Cellulosespalter aus *Reticulitermes santonensis* bei 28° C unter aeroben und anaeroben Bedingungen kultiviert werden. Der Vorgang des Abbaus der Cellulose dauerte länger als bei den Bakterien aus *Nasutitermes,* weist aber auf eine cellulolytische Bedeutung dieser Bakterien für ihren Wirt hin.

Für die Untersuchung des Einflusses verschiedener Temperaturen auf die Darmsymbionten wurden die Versuchstiere bei möglichst optimalen Entwicklungsbedingungen gleichbleibend 18, 22, 26, 30 und 32 (34)° C mehrere Wochen hindurch ausgesetzt. Die Darmsymbionten wurden bei jeder Untersuchung mittels eines hierzu entwickelten Präparations- und Zählverfahrens zahlenmäßig — nach Arten getrennt — erfaßt.

Allgemein konnte in fast allen Fällen außer der temperaturabhängigen Vermehrungsrate der einzelnen Flagellaten-Arten auch eine Beziehung zu der Temperaturverträglichkeit ihres Wirtes gefunden werden. Weiterhin scheinen die (ebenfalls temperaturabhängigen) Mengenanteile der Individuen jeder Art voneinander abhängig zu sein. Darüber hinaus wurden folgende Unterschiede bei den einzelnen Darmfaunentypen gefunden:

Die Darmprotozoen von *K. flavicollis* (Darmfaunentyp „Kalotermes") erwiesen sich als relativ „thermostabil" innerhalb des untersuchten Temperaturbereiches. Eine bedeutende Verringerung der Individuenmenge trat in 18° C und stärker in 34° C erst nach rd. 2 Monaten ein. Aber auch dann vermochte diese Art noch ohne sichtbare Schädigung in diesen Temperaturen weiter zu leben. In dem dazwischenliegenden Temperaturbereich wurde ein Optimum der Vermehrungsrate der Protozoen zwischen 26° und 30° C gefunden. Die Befunde erklären das Vorkommen dieser Termite in Biotopen, in denen oft größere Temperaturdifferenzen herrschen.

Bei der als wärmeempfindlich geltenden Art *Zootermopsis angusticollis* (Darmfaunentyp „Zootermopsis") lagen die Maxima der Vermehrungsraten aller celluloseabbauenden Flagellaten-Arten innerhalb des untersuchten Temperaturbereiches von 18°—26° C in der höchsten Temperaturstufe. Es wurde die Möglichkeit von Anpassungserscheinungen bei dieser Termite diskutiert.

Die Darmsymbionten von *Heterotermes indicola, Coptotermes amanii* und *C. niger* (Darmfaunentyp „Heterotermes-Coptotermes") erwiesen sich als streng angepaßt an einen Temperaturbereich um 30° C, in dem auch die Optimaltemperatur der Fraßaktivität der Wirtstiere liegt. Eine Defaunierung der Gärkammer von Termiten dieses Darmfaunentyps ist deshalb auch bei tiefen Temperaturen möglich. Der Verbreitung dieser Termiten in vorwiegend tropischen Klimaten ist schon von ihren Symbionten her eine enge Grenze gesetzt.

Für die einzelnen Flagellaten-Arten des Darmfaunentyps „Reticulitermes" wurden bei allen untersuchten Arten der Gattung *Reticulitermes* aus Europa, Nordamerika und Ostasien sehr unterschiedliche Temperaturoptima gefunden. Sie gewährleisten den *Reticulitermes*-Arten eine möglichst optimale Ausnutzung des gefressenen Holzes in einem relativ großen Temperaturbereich. Die

*Pyrsonympha*- und *Dinenympha*-Arten vermehrten sich fast immer stärker in den tieferen Temperaturen (18°—22° C) und fielen bei 32° C völlig aus, während sich *Trichonympha agilis* und meist auch die *Spirotrichonympha*-Arten in den höheren Temperaturbereichen (26°—32° C) besser entwickelten. Nicht alle Symbionten der *Reticulitermes*-Arten haben also dieselben Temperaturoptima wie ihre Wirtstiere. Das Verhalten der Darmprotozoen in diesen Termiten erklärt die Voraussetzungen ihrer geographischen Verbreitung.

Anhand der Symbionten-Befunde wurde auch die umstrittene systematische Einordnung von *R. santonensis* diskutiert.

Für die Untersuchung von Darmprotozoen in vitro gelang es, je zwei Flagellaten aus *Kalotermes flavicollis* (*Foaina dogieli, Trimitus* spec.) und *Reticulitermes flavipes* (*Monocercomonas spec.* und eine nicht näher bestimmte kleine Art) in zwei Nährlösungen auf Agar-Böden zu kultivieren. Mit Kulturen, die bei verschiedenen Temperaturen gehalten wurden, konnte auch hier eine Temperaturabhängigkeit der Vermehrung von Termiten-Protozoen nachgewiesen werden.

## Summary

The nutritional physiological relations between termites and their intestinal flagellates and bacteria are reviewed.

One Kalotermitid, one Termopsid and Rhinotermitidae (one *Heterotermes*, six *Reticulitermes* and two *Coptotermes* species) were selected for experimental investigations on the symbiosis with regard to their geographical distribution and their intestinal fauna. Two *Nasutitermes* species were used for establishing cultures of cellulose-splitting bacteria from the hind gut. Prior to the investigations the flagellates were determined. The specimens experimented with belonged almost exclusively to the worker caste.

The upper limits of temperature which allow the symbionts to survive were determined. They were shown to be those temperatures at which a defaunation of the caecum starts, i. e. 38° C after 70 hours and 36° C after $\approx$ 10 days for *Kalotermes flavicollis*. The defaunation of *Heterotermes indicola* without injuring the host animals was only incomplete; it was optimum at 38° C after 48 hours. Defaunation in *Reticulitermes santonensis* occurs at 36° C after 24 hours and at 34° C after 2—4 days. When the termites were offered no food or when a low-chain carbon source was offered, the process of a gradual defaunation was likewise observed in the caeca. In this connection the critical question of the importance of the bacterial association with the protozoa was broached. The author succeeded in culturing cellulose-splitting bacteria from *Nasutitermes nigriceps, N. peruanus* and *Reticulitermes santonensis*.

A temperature range of 18—32° C (34° C) was chosen for the main investigations on the influence of different temperatures on the intestinal symbionts. The termites were kept at these temperatures and under equal conditions. The caeca were examined by a specially designed counting method. Four different types of intestinal faunae could thus be characterised. The type "Kalotermes" proved to be relatively "thermostable". The optimum rate of propagation of the protozoa was found to be between 26° C and 30° C. For the heatsensitive genus *Zootermopsis* (type of intestinal fauna "Zootermopsis") the optimum rates of propagation of all cellulose-splitting protozoa were at 26° C. The type of intestinal fauna "Heterotermes-Coptotermes" was strictly limited to a temperature range of 30° C (the optimum temperature range of the feeding acti-

vity of the host). Type of intestinal fauna "Reticulitermes" exhibited the greatest variety within the spectrum of symbiotic species: Trichonymphides and partly also Spirotrichonymphides developed better in higher temperature ranges (26—32° C), whereas Pyrsonymphides had their reproduction optimum at lower temperatures (18—22° C). This allows the *Reticulitermes* species to distribute in a wider temperature range.

Intestinal symbionts of *Kalotermes flavicollis* and *Reticulitermes flavipes* could successfully be examined in vitro as to their reactions to temperature influences. These experiments largely confirmed the results obtained in vivo.

## 8. Literaturverzeichnis


Ahmad, T. u. Ghulamullah: Ecological studies on the spotted bollworms of cotton and their parasites. II The fecundity and longevity of Earias fabia and its parasite, Microbracon greeni lefroyi under different conditions of temperature and humidity. Indian J. Entomol. *3*, (1941), 245.

Alibert, J.: Echanges trophallatiques chez un termite superieur. Contamination par le phosphor radio-actif de la population d'un nid de Cubitermes fungifaber. Insectes sociaux *10*, (1963), 1—12.

Anonym: Winter-hardy termites. Pest Control *28*, (1960), No. 9, 41—42.

Arndt, U.: Untersuchungen zum Resistenzverhalten ausländischer Holzarten gegen die Bodentermite Reticulitermes. Dissertation, Hamburg, (1967), 120.

— Über darmbewohnende Protozoen von Reticulitermes und ihre Eignung zur Prüfung von Holzinhaltsstoffen. Material u. Organismen 3, (1968), H. 2, 119—126.

Bakshi, B. K.: Fungi in relation to termites. In: Termites in the humid tropics, (1962), 117—119.

Baldacci, E. u. Verona, O.: Sulla presenza di schizomiceti cellulotitici nell'intestino di Reticulitermes lucifugus e Calotermes flavicollis. Boll. Soc. ital. Biol. sper. 15, (1940).

Beall, G.: Notes on the termites of British Columbia. Proc. Ent. Soc. Brit. Co. *28*, (1931), 33—35.

Becker, G.: Prüfung von Textilien auf „Termitenfestigkeit". Melliand. Textilber. *23*, (1942 a), 523—527, 573—577.

— Der Einfluß verschiedener Versuchsbedingungen bei der „Termitenprüfung" von Holzschutzmitteln unter Verwendung von Calotermes flavicollis als Versuchstier. Wiss. Abh. Dt. Materialprüfungsanst., *II/4*, (1942 b), 55—66.

— Über Kastenbildung und Umwelteinfluß bei Termiten. Biol. Zbl. *67*, (1948), 407—444.

Becker, G.: Beiträge zur Ökologie von Calotermes flavicollis (Fabr.). Vortrag a. d. Tagung d. Intern. Union zum Studium soz. Insekten; Würzburg, 5. Apr. 1955.

— Biologische Untersuchungen an Textilien. In: Handbuch d. Werkstoffprüfung, 2. Aufl. V. Bd. „Die Prüfung von Textilien"; Berlin, Vlg. Springer, (1960), 971—1007.

— Beiträge zur Prüfung und Beurteilung der natürlichen Dauerhaftigkeit von Holz gegen Termiten. Holz als Roh- und Werkstoff *19*, (1961), 278—290.

Becker, G.: Laboratoriumsprüfungen von Holz und Holzschutzmitteln mit der südasiatischen Termite Heterotermes indicola. Holz als Roh- und Werkstoff *20*, (1962 a), 476—486.

— Beiträge zur Kenntnis der geogr. Verbeitung und wirtschaftl. Bedeutung der Termiten in Indien. Z. angew. Ent. *50*, (1962 b), No. 2, 143—165.

— Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklungsvorgänge in jungen Kolonien einer Nasutitermesart. Symp. gen. et biol. ital. (Pavia) 11, (1962 c), 286—295.

— Versuche über den Einfluß von Braunfäulepilzen auf Wahl und Ausnutzung der Holznahrung durch Termiten. Material u. Organismen *1*, (1965 a), H. 2, 95—157.

— Über Beziehungen zwischen Tieren und Mikroorganismen im Holz. Holz u. Organismen; Beihefte zu Material u. Organismen, (1965 b), H. 1, 481—496.

— Einflüsse physikalischer Faktoren auf Termiten. Holz u. Organismen; Beihefte zu Material u. Organismen, (1965 c), H. 1, 415—425.

— Feuchtigkeitseinfluß auf Nahrungswahl und -Verbrauch einiger Termitenarten. Insectes sociaux *12*, No. 2, (1965 d), 151—183.

— Über Haltung von Termiten im Laboratorium. Z. angew. Zool. *52*, (1965 f), H. 4, 385—398.

— Einige Beobachtungen und Ergebnisse an Zuchten von Coptotermes-Arten (Isoptera) im Laboratorium. Z. angew. Zool. *53*, (1966 a), No. 4, 463—479.

— Die Temperaturabhängigkeit der Fraßtätigkeit einiger Termitenarten. Z. angew. Ent. *60*, (1967), H. 1, 97—123.

Becker, G. u. Kerner-Gang, W.: Schädigung und Förderung von Termiten durch Schimmelpilze. Z. angew. Ent. *53*, (1964), 429—448.

Becker, G. u. Puchelt, D.: Grundlagenversuche für Laboratoriumsprüfungen mit zwei Reticulitermes-Arten. Holzforschung und Holzverwertung *13*, (1961), 110—117.

Becker, G. u. Seifert, K.: Über die chemische Zusammensetzung des Nest- und Galeriematerials von Termiten. Insectes sociaux *9*, No. 3, (1962), 273—289.

Beckwith, T. D. u. Rose, E. J.: Cellulose digestion by organisms from the termite gut. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. *27*, (1929), 4—6.

Bready, J. K.: Nutritional studies on subterranean termites. Pest Control *28*, No. 6, (1960), 43—44.

Bready, J. K. u. Friedman, S.: The nutritional requirements of termite in axenic cultures. II. Studies on the effectiveness of antibiotics in the sterilization of workers of Reticulitermes flavipes. Ann. Entomol. Soc. Amer. *56*, (1963 a), 706—708.

Brown, B. u. Smith, R.: The relationship of the concentration of acetic acid in normal and defaunated termites. Mendelian *25*, No. 2 (1954), 19—20, Mobile, Ala. Dec.

Buchner, P.: Tiere als Mikrobenzüchter. Verst. Wissenschaft *75*, 160 pp, (1960), Berlin.

Burck, H.-Ch.: Histologische Technik. Stuttgart, G. Thieme-Vlg., 1966.

Buscalioni, L. u. Comes, S.: La Digestione della Membrane Vegatali per opera dei Flagellati contenuti nell' Intestino Termitidi, e il Problema della Simbiosi. Atti Acad. Gioenia Sci. Nat. Catania, ser 5, 3, Mem. XVII, (1910), 1—16.

Chakravarty, M. M. u. Banerjee, A. K.: Observations on the holomastigotid and trichonymphid flagellates from an Indian termite. Proc. Calcutta Zool. Soc. *9*, (1956), 35—44.

Child, H. J.: The internal anatomy of termites and the histology of digestive tract. In: Kofoid, Ch. A.: Termites and termite control (1934), (1946), 58—88.

Cleveland, L. R.: Symbiosis between termites and their intestinal protozoa. Proc. Nation. Acad. of Sci. *9*, (1923 a), No. 12, 424—428.

— Correlation between the food and the morphology of termites and presence of intestinal protozoa. Americ. J. of Hyg. *3*, (1923 b), 444—461.

— The physiological and symbiotic relationships between the intestinal protozoa of termites and their host with special reference to Reticulitermes flavipes. Biol. Bull. *46*, (1924), No. 4—5, 178—201 u. 203—227.

— The ability of termites to live perhaps indefinitly on an diet of pure cellulose. Biol. Bull. *48*, (1925 a), 289—293.

— The method by which Trichonympha campanula a protozoon in the intestine of termites ingests solid particles of wood for food. Biol. Bull. *48*, (1925 b), 282—287.

— The effects of oxygenation and starvation on the symbiosis between the termite Termopsis and its intestinal flagellates. Biol. Bull. *48*, (1925 c), No. 5, 309—326.

— Toxicity of oxygen for protozoa in vivo and in vitro: Animals defaunated without injury. Biol. Bull. *48*, (1925 d), 455.

— The feeding habit of termite caste and its relation to their intestinal. Biol. Bull. *48*, (1925 e), 284—326.

— Some problems which may be studied by oxygenation. Science *63*, (1926 a), No. 1623, 168—170.

— Symbiosis among animals, with special reference to termites and their intestinal flagellates. Quart. Rev. Biol. *1*, (1926 b), No. 1, 51—60.

— Further observations on the symbiosis between termites and their instestinal protozoa. Biol. Bull. *54*, (1928), 231—237.

Cleveland, L. R., Hall, S. R., Sanders, E. P. u. Collier, J.: The wood feeding roach Cryptocercus, its protozoa, and the symbiosis between protozoa and roach. Mem. Am. Acad. Arts, Sci. *17*, (1934), No. 2, 185—342.

Clusius, K. u. Lüscher, M.: Können Termiten Luftstickstoff assimilieren? Angew. Chemie, *64*, (1952), 354. Ref.: Umschau *52*, (1952), 610.

Collins, M. S.: Differences in toleration of drying and rate of water loss between species of termites. (Reticulitermes, Kalotermes, Neotermes, Cryptotermes). Anat. Rec. *132*, (1958), No. 3, 423—424, (Abstr.).

Cook, S. F.: The respiratory gas exchange in Termopsis nevadensis. Biol. Bull. *63*, (1932), 246—257.

— Nonsymbiotic utilization of carbohydrates by the termite Termopsis angusticollis. Physiol. Zool., Chicago *16*, (1943), 123—128.

Cook, S. F. u. Smith, R. E.: Metabolic relations in the termite-protozoa symbiosis: Temperature effects. J. Cell. Camp. Physiol. *19*, (1942), No. 2, 211—219.

Damon, S. R.: A note on the spirochaetes of termites. Journ. Bact. *11*, (1926), 31—36.

De Mello, J. F.: The trichonymphid parasites of some Indian termites. Rep. Proc., 3d Ent. Meeting Pusa *3*, (1920), 1009—1022.

De Mello, J. F.: Novas pesquizas sobre os parasitas do intestino do Leucotermes indicola Wash. Arquit. Indo-portug. Med. Hist. Nat. *1*, (1921), 177—189, cit.: Chakravarty et al (1956).

— Trichonymphides de l'intestine de Leucotermes indicola Wash. avec référence speciale à la complexité de leur phénomènes mitotiques. Trans 7th Far East Ass. trop. Med. *2*, (1927), 582—598.

— Revision of the family Devescovinidae its genera and species with record of Indian species of Devescovina. Prov. Indian, Acad. Sci., sec B, *14*, (1941), No. 2, 74—94.

— On two polymastigina parasites in the African termite, (Cryptotermes havillandi Sjöst.) settled in Brazil, São Paulo, Dep. Zool. Papéis Avulsos, *11*, (1954) 49—56.

— On an new species of Stephanonympha (Protozoa, Mastigo.) from the intestine of the Brazilian termite, Neotermes hirtellus. Parasitology *44*, (1954), 30—33.

— Contribution à l'étude des microparasites de termites brésiliens. II. III. Rev. Bras. Biol. (Rio de Jan.), *14*, (1954), 71—78, 167—176.

Dickman, A.: Studies on the intestinal flora of termites with reference to their ability to digest cellulose. Biol. Bull. *61*, (1931), 85—92.

Doflein, F. u. Reichenow, E.: Lehrbuch der Protozoen-Kunde. II. Teil: Spezielle Naturgeschichte der Protozoen. 1. Hälfte: Mastigophoren und Rhizopoden. Jena, Verlag Gustav Fischer (1952).

Dogiel, V.: Untersuchungen an parasitischen Protozoen aus dem Darmkanal der Termiten. Trichonymphidae. Arch. Russ. Protistol. Ges *1*, (1922), 172—234.

Dropkin, V. H.: Host specificity relations of termite Protozoa. Ecology *22*, (1941), No. 2, 200—202.

— The ecology of the termite gut. Dissert.-Univ. Chicago, Library Congress (1944), 33 pp.

— The use of mixed colonies of termites in the study of host — symbiont relations. J. Parasitol. *32*, (1946), No. 3, 247—251.

Duboscq, O. u. Grassé, P. P.: Protistes parasités des termites de France. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, (1924—1925), 90, 92, 93.

— Notes sur les Protistes parasités des termites de France. I. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris *90*, (1924), 547—551.

— Notes sur les Protistes parasités des termites de France. Appareil de Golgi, mitochondries et vésicules sous flagellaires de Pyrsonympha vertens Leidy. Compt. Rend. Soc. Biol. Paris, *93*, (1925).

— Flagellés et Schizophytes de Calotermes (Glyptotermes) iridipennis Frogg. Arch. Zool. Exper. et Gén. *66*, (1927), 451—496.

— Protistologica XLVIII. Notes sur les Protistes parasités des termites de France. VII. Sur les Trimitus des Calotermes flavicollis Rossi. VIII. Sur Microrhopalodina inflata Grassi. Arch. Zool. Exper. et Gén. *75*, (1934 a), No. 36, 615—637.

— Protistologica XLV. Notes sur les Protistes parasités des termites de France. IX. L'enkcystement des flagellés de Calotermes flavicollis. Arch. Zool. Exp. et Gén. *76*, (1934 b), No. 2, 66—72.

Emerson, E. A.: Distribution of termites. Science, *83*, (1936), 410—411.

Emerson, E. A.: The evolution of behavior among social insects. Aus: Behavior and evolution, No. *15*, (1958), Yale Univ. Press, 311—335.

Ergene, S.: Spielen die Darmbakterien von Kalotermes flavicollis bei der Assimilation des atmosphärischen Stickstoffes eine Rolle? Rev. Fac. Sci. Instanbul Univ. ser. B, *14*, (1949), No. 1, 49—70.

Ernst, E.: Die Reaktionen von vier Termitenarten in der Feuchtigkeitsorgel. Insectes sociaux *3*, (1956), No. 2, 229—231.

— Der Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf Lebensdauer und Verhalten verschiedener Termiten-Arten. Acta Tropica *14*, (1957), No. 2, 97—156.

Feytaud, J.: Existetil plusieurs races de Reticulitermes lucifugus Rossi? Rev. Zool. Agr. *24*, (8), (1925), 161—164.

— A propos des Reticulitermes de France. Proc. 8th Int. Cong. Ent. Stockholm (1950).

Florkin, M. u. Scheer, B. T.: Chemical Zoology Vol. I Protozoa, N. Y. u. London, Acad. Press, (1967), 913 pp.

Foà, A. u. Grassi, B.: Ricerchre sulla riproduzione dei flagellati 1. Processo di divisione delle Zoenie. R. Acc. Lincei. *13*, (1904), 241.

Fyfe, R. V. u. Gay, F. J.: The humidity of the atmosphere and the moisture conditions within the mounds of Eutermes exitiosus Hill. Counc. Sci. Ind. Res. Austr. Pamphl. No. 82, (1938), 1—22.

Gay, F. J., Graeves, T., Holdaway, F. G. u. Wetherly, A. H.: Standard laboratory colonies of termites for evaluating the resistance of timber, timberpreservatives, and other materials to termite attack. Commenw. Sci. Ind. Res. Organ., Austral. Melb., (1955), 60 pp, Bull. 277.

Geigy, R. u. Ernst, E.: Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Lebensdauer verschiedener Termiten-Arten im Hungerversuch. Rev. Suisse de Zool. *54*, (1951), Nr. 15, 414—420.

Georgewitch, J.: Recherches sur les flagellés des termites de Yougoslavie. Arch. Zool. Exp. et Géen. *74*, (1932), 81—109.

Ghidini, G. M.: Ricerche sulla attivita cellulosolitica della flore e faune intestinale di Reticulitermes lucifugus Rossi. Boll. Soc. Ital. Biol. Sper. *15*, (1940), 220—221.

— A proposito di alcune recente richerche sulla cellulosolisi nell' intestino della termiti. Boll. Zool.-Unione Zool. Ital., *12*, (1941), No. 3—4, 103—113.

Gisler, R.: Über Protozoen im Darm höherer Termiten (Fam. Termitidae) der Elfenbeinküste. Arch. Protistenk. *110*, (1967), 77—178.

Goetsch, W.: Darmsymbionten als Eiweißquelle und Vitaminspender. Oesterr. Zool. Zeitschr. *1*, (1946), 58—85.

Goetsch, W. u. Grüger, R.: Pilzzucht und Pilznahrung staatenbildender Insekten unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Biologia Generalis, XVI, (1942), H. 1—3, 41—112.

Gösswald, K.: Einfluß verschiedener Luftfeuchtigkeiten auf Termiten. Mitt. Biol. Reichsanst. *65*, (1941), No. 33.

— Gelbhalstermite (Calotermes flavicollis Fabr.) als Versuchstier. In: Termiten, Schmidt, H., 1955.

Gösswald, K. u. Kloft, W.: Radioaktive Isotope zur Erforschung des Staatenlebens der Insekten. Anz. Schädlingskde. *32*, (1959), No. 6, 95.

Grassé, P. P.: Traité de Zoologie; Ordre des Isoptères ou termites. *9*, (1949), 408—544, Paris.

Grassé, P. P.: Traité de Zoologie; Phylogenie Protozoaires Généralités Flagellés. *1*, (1952 a), No. 1, Paris.

— La symbiose flagellés-termites. Traité de Zoologie: Phylogenie Protozoaires Généralité Flagellés, *1*, (1952 b), No. 1, 945—962, Paris.

— Rôle des flagellés symbiotiques chez les blattes et les termites. Tijdsch. Ent. *95*, (1952 c), 70—80.

— L'effet de groupe sur l'animal et sur l'homme. Z. Psychol. norm. path., (1958), 129—150.

Grassé, P. P. u. Chauvin, R.: L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétes d'insectes. Rev. scient. *82*, (1944), 461—464.

Grassé, P. P. u. Hollande, A.: Les flagellés du Coptotermes sjöstedti (Silvestri). Ann. Soc. Nat. Zool., 11. Ser., *6*, (1945), 91—96.

— Les flagellés des genres Holomastigotoides et Rostronympha. Structure et cycle de spiralisation des chromosomes chez Holomastigotoides psammotermitides. Ann. Sci. Natur. Zool. Biol. Anim. 12e, *5*, (1963), No. 4, 749—792.

Grassé, P. P. u. Noirot, C.: La climatisation de la termitière par ses habitants et le transport de l'eau. Compt. Rend. Acad. Sci., Paris *227*, (1948), 869—871.

— La meule des termites champignonistes et sa signification symbiotique. Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. *20*, (1958 a), 113—128.

— Le comportement des termites à l'égard de l'air libre. L'atmosphére des termitières et son renouvellement. Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim. *20*, (1958 b), 1—27.

— L'évolution de la symbiose chez les Isoptères. Experimentia *15*, (1959), No. 10, Oct., 365—372.

Grassi, B.: Flagellati viventi nei Termiti. Atti. Acad. naz. Lincei, *12*, (1917), 331.

Grassi, B. u. Foà, A.: Itorno ai Protozoi dei Termitidi (Nota prelim.). Ibid. XX (1. Sem.) 725, *20*, (1911), Rend. R. Accad. Lincei (5).

Grassi, B. u. Sandias, A.: Constitutione e svilluppo della societa Termitidi. Quart. J. Micro. Sci. *39*, (1893), 245—315, *40*, 1—75.

Graeves, T.: Temperature studies of termite colonies in living trees. Austral. J. Zool. *12*, (1964), No. 2, 250—262. Ref.: Rev. appl. Entomol., Ser. A. *53*, (1965), No. 6, 301.

Gutierrez, J.: The metabolism of cellulose-digesting symbiotic flagellates of the genus Trichonympha from the termite Zootermopsis. J. Protozool. *3*, (1956), 39—42.

Harris, W. V.: (Note. Distribution Reticulitermes flavipes and var. santonensis of Reticulitermes lucifugus.) Proc. Roy. Ent. Soc. London, Ser. A, Journ. Meetings *19*, (1954—55), 44.

— Termites — Their recognition and control. Vlg. Longmans, Gr. Britain, 1961.

Harris, W. V. u. Sands, W. A.: The social Organization of termite colonies. Symp. Zool. Soc. London No. 14, (1965), 113—131.

Heitz, E.: Über intracellulare Symbiose bei holzfressenden Käferlarven. Z. Morph. u. Oek. Tiere 7, (1927), 279.

Hendee, E. C.: The association of the termites Kalotermes minor, Reticulitermes hesperus and Zootermopsis angusticollis with fungi. Univ. Calif. Publ. Zool. *39*, No. 5, (1933), 111—134.

— The association of termites and fungi. In: Kofoid, Ch. A.: Termites and termite control, (1934), 105—116.

Hendee, E. C.: The role of fungi in the diet of the common dampwood termite Zootermopsis angusticollis. Hilgardia *9*, (1935), 499—525.

Herter, K.: Der Temperatursinn der Insekten. Berlin, 1953.

Hollande, A. Ch.: Les spirochètes des termites; processus de division; formation du schizoplaste. Arch. Zool. Expr. et Gén. Notes et Rév. *61*, (1922), 23—28.

— Mündliche Mitteilung, 1968.

Holmgren, N.: „Termitenstudien". I. Anatomische Untersuchungen. Kungl. Sv. Vet. Acad. Handl. *44*, (1909), No. 3, 1—215.

— „Termitenstudien". II. Systematik der Insekten. Kungl. Sv. Vet. Acad. Handl. *46*, (1911), No. 6, 86 pp.

Honigberg, B. M.: A contribution to systematics of the nonpigmented flagellates. In: Progress in Protozoology, 1963, Acad. Press, London (Congress in Prag, 1961).

— A revised classification of the phylum Protozoa. J. Protozool. *11*, (1964), 1, 7—20.

Hrdý, J.: Contribution to the knowledge of european species of the genus Reticulitermes (Holmgren). Acta Faunistica Entomol. Mus. Nat. Pragae 7, (1961), No. 61.

Huger, A.: Experimentelle Untersuchungen über die künstliche Symbiontenelimination bei Vorratsschädlingen: Rhizopertha dominica (Bostrychidae) und Oryzaephilus surinamensis (Cucujidae). Z. Morph. u. Ökol. Tiere *44*, (1956), 626—701.

Hungate, R. E.: Studies on the nutrition of Zootermopsis. 1. The role of bacteria and molds in cellulose decomposition. Zbl. Bakt., ser. 11, *94*, (1936), No. 13, 240—249.

— Some products of the cellulose dissimilation by the termite protozoa. Anat. Rec. Philadelphia *72*, suppl., (1938 a), 53.

— Studies on the nutrition of Zootermopsis. II.: The relative importance of the termite and the protozoa in wood digestion. Ecology *19*, (1938 b), 1—25.

— Experiments on the nutrition of Zootermopsis. III: The anaerobic carbohydrate dissimilation by the intestinal protozoa. Ecology *20*, (1939), No. 2, 230—245.

— Nitrogen content of sound and decayed coniferous woods an its relation to loss in weight during decay. Bot. Gaz. (1940), 499—525.

— Experiments on the nitrogen economy of termites. Ann. Entomol. Soc. Am. *34*, (1941), 467—489.

— Quantitative analyses on the cellulose fermentation by termite protozoa. Ann. Entomol. Soc. Am. *36*, (1943), 730—739.

— Termite growth an nitrogen utilization in laboratory cultures. Proc. and Trans. Texas Acad. Sci. *27*, (1944), 91—98.

— The symbiotic utilization of cellulose. J. Elisha Mitchell Sci. *62*, (1946), 9—24.

— Mutalism in Protozoa. Ann. Rev. Microbiol. *4*, (1950 a), 118.

— The anaerobic mesophilic cellolytic bacteria. Bact. Rev., *14*, (1950 b), No. 1.

Hurpin, B.: Rôle des microorganismes dans les processus digestifs chez les insectes. Rev. d. Zool. agricole et appliquée *4—6*, (1966), 63—77.

Imms, A. D.: On the structure and biology of Archotermopsis, together with descriptions of new species of intestinal Protozoa. Phil. Trans. Roy. Soc. London *209* B, (1919), 75—180.

Jacob, J. K.: A preliminary list of Protozoa in British Columb. termites. Proc. Ent. Soc. British Columb., No. 33 (1937), 25—29.

Janicki, C.: Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. Lophomonas blattarum Stein, L. striata Bütschli. Z. wiss. Zool., *XCV*, (1910), 243.

— Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. II. Die Gattungen Devescovina, Parajoenia, Stephanonympha, Calonympha. Über den Parabasalapparat. Über Kernkonstitution und Kernteilung. Z. wiss. Zool. *CXII*, (1915), 573.

Katz, M. u. Reese, E. T.: Production of glucose by enzymatic hydrolysis of cellulose. Appl. Microbiol. *16*, (1968), No. 2, 419—421.

Katzin, L. I. u. Kirby, H. Jr.: The relative weights of termites and their Protozoa. J. Parasitol. *25*, (1939), 444—445.

Kent, S.: Notes on the infusorial parasites of the Tasmanian white ant. Ann. and Mag. Nat. Hist. (5. Ser.), *XV*, (1885), 450.

Kiefer, H.: Der Einfluß von Kälte und Hunger auf die Symbionten der Anobiiden- und Cerambyciden-Larven. Zbl. Bakt. Parasitenk. (2. Abt.), *86*, (1932), 260—268.

Kirby, H.: On Staurojoenia assimilis sp. nov., an intestinal flagellate from the termite Calotermes minor Hagen. Univ. Calif. Publ. Zool. *29*, (1926), 1296.

— Flagellates of the genus Trichonympha in termites. Univ. Calif. Publ. Zool. *37*, (1932), 349.

— Protozoa in termites. In: Kofoid, Ch. A.: Termites and termite control, (1934), 89—98.

— Organisms living on and in protozoa. In: Protozoa in biological research, chap. 20, Columb. Univ. Press. N. Y. (1941), 1148 pp.

— Systematic differentiation and evolution of flagellates in termites. Soc. Historia Nat. Rev. *10*, (1949), 57—79.

Kofoid, Ch. A.: Climatic factors affecting the local occurance of termites and their geographical distribution. In: Kofoid, Ch. A.: Termites and termite control, (1934), 13—21.

Kofoid, Ch. A. et al.: Termites an termite control. Berkeley, Univ. of Calif. Press, (1934), (1946).

Kofoid, Ch. A. u. Swezy, O.: Studies of the parasites of the termites. Univ. Calif. Publ. in Zool. *20*, (1919), 1—116.

Koidzumi, M.: Studies on the intestinal Protozoa found in the termites of Japan. Parasitology *13*, (1921), 235—309.

Krishnamoorthy, R. V.: Digestive enzymes of the termite Heterotermes indicola. J. Animal. Morph. Physiol. 7, (1961), 156—161.

Lavette, A.: La digestion du bois par les flagellés symbiontiques des termites: cellulose et lignine. Compt. Rend. Acad. Sci. *258*, (1964), 2211—2213.

Leidy, J.: On intestinal parasites of Termes flavipes. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, (1877), 146—149.

— The parasites of the termites. J. Acad. Sci. Philadelphia *8*, (1881), 415—447.

Lespès, C.: Recherches sur l'organization et les moeurs du Termite lucifuge. Ann. Sci. Nat. Zool. Ser. 4, *5*, (1856), 227—282.

Light, S. F. u. Pickens, A. L.: American subterranean termites, their classification and distribution. In: Kofoid, Ch. A.: Termites and termite control, (1934), (1946), 150—156.

Light, S. F. u. Sanford, M. F.: Are the protozoan fauna of termites specific? Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. *25*, (1927), 95—96.

Lüscher, M.: Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nestes bei Macrotermes natalensis (Haviland). Acta Tropica *12*, (1955), No. 4, 289—307.

— Air-conditioned termite nests. Sci. Amer. *205*, (1961), No. 1, 138—145.

— Social control of polymorphism in termites. In: Insect Polymorphism, London, (1961 a).

Lund, A. E.: Subterranean termites and fungi mutualism or environmental association. For. Prod. J. *9*, (1959), 320—321.

May, E.: The behaviour of the intestinal Protozoa of termites in the time of the last ecdysis. Trans. Amer. Micr. Soc. *60*, (1941), No. 3, 281—292.

McBee, R. H.: Termite Cellulose. In: Marine boring and fouling organisms. D. L. Ray, Seattle (1959) — Sympos. 342—347.

McMahan, E.: Food transmission within the Cryptotermes brewis colony. Soc. Ent. Amer. *59*, (1966), No. 6, 1131—1137.

Misra, J. N. u. Ranganathan, V.: Digestion of cellulose by mound-building termite Termes (Cyclotermes) obesus (Rambur). Indian Acad. Sci. Proc. Sec. B., *39*, (1954), 100—113.

Montalenti, G.: Gli enzimi degerenti e l'assorbimento delle sostanze solubile nell'intestino delle termiti. Arch. Zool. Ital. *16*, (1932), No. 3—4, pp. 859—864.

Noirot, C.: Remarques sur l'ecologie des termites. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. *89*, (1958/59), Fasc. 1, 151—169.

— Le cycle saisonnier chez les termites. Verh. Int. Congr. (XI) Ent. Wien (1960), I, 583—585.

Noirot, C. u. Noirot-Timothée, C.: L'épithélium absorbant de la panse d'un Termite supérieur. Ultrastructures et rapport avec la symbiose bactérienne. Ann. de la Soc. ent. Fran. Nouv. ser., *3* (3), (1967), 1—16.

Nutting, W. L.: Reciprocal protozoan transfaunation between the roach, Cryptocercus, and the termite, Zootermopsis. Biol. Bull. *110*, (1956), No. 1, 83—90.

Osmun, J. V.: Three entomological laboratory techniques. I. Rearing method for subterranean termites. Indiana Acad. Sci. *66*, (1957), 141—143.

Pickens, A. L.: The biology of economic significance of western subterranean termite Reticulitermes hesperus. The barren-lands subterranean termite Reticulitermes tibialis. In: Kofoid, Ch. A.: Termites and termite control, (1934), (1946), 157—196, 184—186.

Pierantoni, U.: La simbiosi fisiologica nei termitidi xilofagi a nei loro flagellati intestinali. Arch. Zool. Ital., *22*, (1936), 135—173.

— Die physiologische Symbiose der Termiten mit Flagellaten und Bakterien. Naturwissensch. *38*, (1951), H. 15, 346—348.

Pochon, J.: Anaerobies cellulolytiques. Ann. Inst. Past. 77, (1949), 419—433.

Precht, H., Christopherson, J. u. Hensel, H.: Temperatur und Leben. Berlin, 1955.

Pschyrembel, W.: Klinisches Wörterbuch. Vlg. W. de Gruyter, 1964/1968.

Randall, M. u. Doody, T. C.: Hydrogenion concentration in the termite intestine. In: Kofoid. Ch. A.: Termites and termite control, (1934), (1946), 99—104.

Roessler, E. S.: A preliminary study of nitrogen needs of growing Termopsis. Univ. Calif. Pub. in Zool. *36*, (1930—32), 357—368.

Romeis, B.: Mikroskopische Technik. München, Leipzig Vlg. 1948.

Schmidt, H.: Aufnahme und Speicherung von Holzteilchen im Zellplasma der Termiten-Flagellaten. Verh. d. dt. Zool. Marb. 1950.

— Die Termiten. Ihre Erkennungsmerkmale und wirtschaftliche Bedeutung. Beiträge zur angewandten Termitenkunde. Leipzig, 1955, 309 pp.

— Studien an darmbewohnenden Flagellaten der Termiten. II. Mitt.: Holzteilchen als Zelleinschlüsse und Nahrung bei Trichonympha und Joenia. Z. f. Parasitenkunde *17*, (1956), 269—275.

— Lebensgemeinschaft Termiten und Mikroorganismen. Umschau No. 9, (1960 a), 261—263.

— Beiträge zur Kenntnis der Ernährungsorgane und Ernährungsbiologie der Termiten. II. Mitt.: Kaumagen und Vorverdauung. Z. f. angew. Ent. *45*, (1960 b), 79—86.

Schultze-Dewitz, G.: Untersuchungen über Unterschiede in der Freßleistung bei Reticulitermes lucifugus Rossi und Reticulitermes flavipes Kollar. Holzf. u. Holzverwert. 13 J., H. 2, (1961), 29—31.

— Der Termitenflagellat Trichonympha agilis Leidy und seine Reaktion auf geringe Holzschutzmittelkonzentrationen. Z. f. Allg. Mikrobiol. *4*, H. 2, (1964), 149—153.

— Abhängigkeit des Versuchsergebnisses bei Termitenprüfung von der Prüfdauer. Beitr. z. Entomol. *15*, (1965), No. 1/2, 127—134.

Seifert, K. u. Becker, G.: Der chemische Abbau von Laub- und Nadelholzarten durch verschiedene Termiten. Holzforschung *19*, (1965), 105—111.

Seip, A.: Parasites of white ants. American Monthl. Microsc. J. II (1881), 228.

Senn, F.: Flagellaten. In: Engler u. Prant, Natürliche Pflanzenfamilien, *1*, Abt. Ia, (1900).

Skaife, S. H.: The Durban dry-wood termite Kalotermes durbanensis Haviland. J. Ent. Soc. South Afr. *20*, (1957), No. 2, 373—390.

Snyder, T. E.: Catalogue of termites (Isoptera) of the world. Smith. Misc. Coll. *12*, (1949), 490 pp.

— Annotated, subject-heading bibliography of termites 130 B. C. to A. D. 1954. Smith. Misc. Coll. *130*, 305 pp.

— Supplement to the annotated, subject-heading bibliography of termites, 1955—60. Smith. Misc. Coll. *143*, (1961), 137 pp.

Stein, F.: Der Organismus der Infusionstiere. III. Abt.: Der Organismus der Flagellaten oder Geißelinfusorien. (1. + 2. Hälfte). Leipzig, (1878) (u. 1883).

Steinhaus, F. A.: Insect Microbiology. N. Y., (1947), 763 pp.

Swezy, O.: The pseudopodial method of feeding by trichonymphid flagellates parasitic in wood-eating termites. Univ. Calif. Pub. Zool. *20*, (1923), 391—400.

Thurich, L.: Vergleichende morphologische Betrachtung der Soldaten der europäischen und vorderasiatischen Reticulitermes-Arten. Ent. Mitt. aus Zool. Staatsin. Zoll. Mus., Hamburg, *30*, (1960), 1—16.

Tóth, L.: Stickstoffassimilation und das symbiontische System bei Kalotermes flavicollis. Magyar. Biol. Kutató Intezet Munkái *16,* (1944—45), No. 1, 7—36.

— Nitrogen-binding by Kalotermes flavicollis and its symbionts. Hungaria Acta Biol. *1,* (1949), 22—29.

Tracey, M. V. u. Jermyn, M. A.: Mündliche Mitteilung an McBee siehe: R. H. McBee, Termite cellulase (1959).

Tracey, M. V. u. Jouatt, G.: Cellulase and chitinase in two species of Australian termites Enzymologia *19,* (1958), No. 2, 70—72, Mar. 15.

Trager, W.: A cellulase from the symbiotic intestinal flagellates of termites and of the roach Cryptocercus puctulatus. Biochem. Journal *26,* (1932), 1763—1777.

— A note on the cultivation of Tricercomitus termopsidis and its method of cystformation. Arch. Protistenk. *83,* (1934 a), 264—269.

— The cultivation of a cellulose-digesting flagellate, Trichomonas termopsidis, and of certain other termite protozoa. Biol. Bull. *66,* (1934 b), 2. T., 182—190.

UNESCO: Termites in the humid tropics. Humid tropics research, UNESCO, Proc. New Delhi Symp. (1960).

Uttangi, J. C. u. Joseph, K. J.: Flagellate symbionts (Protozoa) of termites from India. In: Termites in the humid tropics UNESCO 1960, New Delhi Symp. 153—155.

Visintin, B.: Studi sulle termiti, 7. Richerche sulla digistione in Calotermes flavicollis. Rent. l.st Sanit. Pubb. Rome, *4,* (1941), 393—406.

— L'amido come fattore alimentare del Calotermes flavicollis. Rent. l.st Sanit. Pubb., Rome, *10,* (1947), 290—300.

Weidner, H.: Die Bodentermite Reticulitermes, eine ernste Gefahr für die Gebäude in Hamburg. Verh. d. Dtsch. Ges. f. angew. Ent. auf der 12. Mitgliederversammlung 1952 (1954), 55—61.

— Betrachtungen zur Evolution der Termiten. Dtsch. Entomol. Zschr., Neue Folge *13,* (1965), (1966), H. IV/V.

Williams, O. L.: Some factors limiting the distribution of termites. In: Kofoid, Ch. A.: Termites and termite control, (1934), (1946), 42—49.

Wybourne, J.: On the reactions of Zootermopsis angusticollis to variation in light and temperature. Entomologist *91,* (1958), No. 1143, Aug., 171—172.

Yamasaki, M.: Studies on the intestinal protozoa of termites. II. Oxygenation experiments under the influence of temperature. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. ser. B, *7,* (1931), No. 4, 179—188.

Yokoe, Y.: Cellulase-Aktivität in der Termite Leucotermes speratus mit einem neuen Beweis, welcher die Erzeugung von Cellulase durch die Termite selbst bekräftigt. Sci. Pap. Coll. gen. Educ. Univ. Tokyo *14,* (1964), 115—120. Ref.: Chem. Zbl. *136,* (1965), No. 10, 2843.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Rolf Mannesmann
1 Berlin 61
Moritzstr. 7

## Lebenslauf

Am 31. 1. 1940 wurde ich, Rolf Mannesmann, als Sohn des Studienassessors Theodor Mannesmann und seiner Ehefrau Margret, geborene Schmall, in Darmstadt geboren.

1944 fiel mein Vater bei Dünkirchen, und meine Mutter eröffnete 1950 ein Geschäft, um meiner zwei Jahre jüngeren Schwester und mir ein Studium zu ermöglichen.

Ich trat nach vier Jahren Grundschule 1951 in die Lichtenbergschule, Gymnasium für Jungen, ein und entschied mich in der Oberstufe für den mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweig. 1960 legte ich die Reifeprüfung ab.

Mein Studium begann ich an der chemischen Fakultät der Technischen Hochschule Darmstadt mit der Fachrichtung Biologie-Chemie. Nach drei Semestern in Darmstadt folgten zwei Austauschsemester und ein vollimmatrikuliertes Semester an der Freien Universität Berlin. Nach insgesamt elf Semestern bestand ich 1966 das Staatsexamen an der Technischen Hochschule in Darmstadt. Unter Leitung von Herrn Prof. Dr. G. Becker und Herrn Prof. Dr. F. Peus begann ich anschließend mit der Durchführung meiner Dissertation, deren experimentellen Teil ich an der Bundesanstalt für Materialprüfung in Berlin ausführte.

Seit 1965 bin ich mit Frau Dr. Gerda Mannesmann, geborene Schöler, verheiratet.